

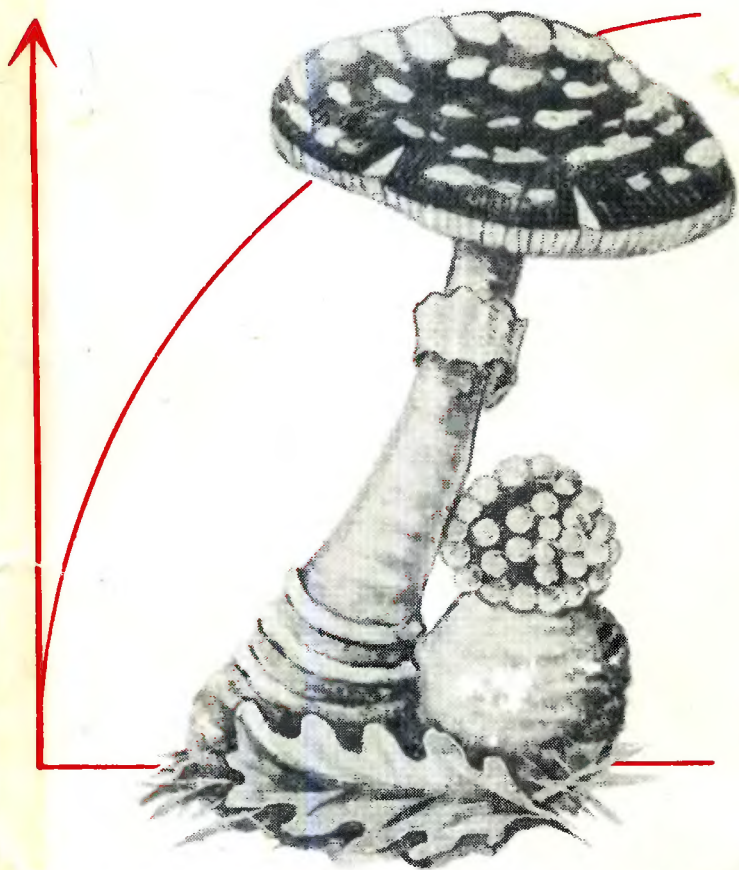
VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ

Л.Г. Бурова

МАКРОМИЦЕТОВ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

Л.Г. Бурова

ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ МАКРОМИЦЕТОВ

Ответственный редактор

М.В. ГОРЛЕНКО



МОСКВА "НАУКА" 1986

Б у р о в а Л.Г. Экология грибов макромицетов. — М.: Наука, 1986.

В книге дана оценка функциональной роли макромицетов в лесных сообществах на основе количественных методов учета материалов по аутоэкологии грибов. Приводятся данные о видовом составе и трофической структуре грибных группировок в лесных биогеоценозах, различающихся возрастом и составом лесообразующих пород. Анализируются пути формирования грибных сообществ в географическом аспекте. Выявлены экологические требования и принципы пространственного распространения трофических групп и отдельных видов макромицетов. Разработана методика стационарных микологических исследований и искусственной микоризации почв в условиях антропогенно-нарушенных лесов с целью оптимизации их состояния.

Для микологов, экологов, лесоводов, биогеографов.

Ил. 31, табл. 40, библиогр. 412 назв.

Рецензенты:

Дж. Г. Мелик-Хачатрян, Л. Г. Динесман

ПРЕДИСЛОВИЕ

Проблема взаимоотношений организмов в лесных биогеоценозах давно привлекает внимание исследователей. Проблема эта тем более интересна, что здесь сосуществуют организмы разных трофических особенностей: автотрофы, способные создавать органическое вещество, и гетеротрофы, использующие для питания готовое органическое вещество. К последней группе относятся также грибы, условно разделяемые на микромицеты и макромицеты. Все вместе указанные группы организмов составляют лесной биогеоценоз. Выявлению роли грибов макромицетов в этом сообществе и посвящена книга Л.Г. Буровой.

Экология макромицетов, базируясь в настоящее время на неполных, отрывочных, а нередко и противоречивых сведениях, требует в настоящее время критического обобщения имеющихся материалов, дающих возможность достоверно оценить роль грибов в природе и дать соответствующие рекомендации по рациональному использованию, охране и воспроизводству их ресурсов.

Л.Г. Бурова в своей книге развивает синэкологическое направление в микологии, до ее работы мало разработанное. Особенно следует отметить те разделы книги, где приводятся данные по экологии отдельных групп грибов, биологии видов, видовому составу, трофической структуре и роли грибов в экологических группировках, значимости отдельных групп и видов макромицетов для жизнедеятельности деревьев и разложении мертвого органического вещества.

Автором предложена методика стационарных микозкологических исследований, основанная на специфике плодовых тел грибов и их трофических связей. Методика эта успешно применяется в соответствующих микологических исследованиях.

Большой фактический материал, умелая обработка результатов исследований позволили Л.Г. Буровой дать ответ на многие спорные или нерешенные в микологии вопросы. Например, выяснено, что микотрофность древесных пород в различных экотопах не стабильна и меняется в зависимости от эдафических и гидротермических условий, а совпадение максимума и минимума содержания P_2O_5 в подстилке и дерново-подзолистом горизонте почв с

плодоношением симбиотрофов расшифровывает принципы пространственного размещения микоризообразующих грибов.

На основе применения оригинальных методов автор предлагает методику искусственной микоризации почв с целью оптимизации состояния антропогенно нарушенных лесных сообществ, что, безусловно, представит интерес для оценки и прогнозирования состояния лесного хозяйства, для заготовительных организаций.

Книга Л.Г. Буровой вносит вклад в развитие общетеоретических положений микологии и некоторых общих вопросов биологии; многие разработки автора могут быть использованы в практике народного хозяйства.

*Член-корреспондент АН СССР
М.В. Горленко*

ВВЕДЕНИЕ

Изучение взаимодействий организмов со средой обитания является в настоящее время одним из самых перспективных направлений биологических исследований. Теперь ни у кого не вызывает сомнений тот факт, что без изучения экологии различных организмов, составляющих в совокупности природные системы, невозможно ни использовать имеющиеся ресурсы земли, ни восстановить то, что в течение особенно последних десятилетий интенсивно изымается из ее недр. В связи с этим не случаен и повышенный интерес, проявляемый сейчас к экологическим исследованиям. Накопление огромного фактического материала о видовом составе и распределении отдельных групп организмов послужило причиной создания фундаментальных трудов по общей экологии, экологии животных и растений (Наумов, 1963; Макфедьен, 1965; Одум, 1975; Дажо, 1975; Дрё, 1976; Штина, Голлербах, 1976; Лархер, 1978; Риклефс, 1979; Федоров, Гильманов, 1980; Пианка, 1981; Чернова, Былова, 1981; Казенс, 1982; и др.). Почти во всех этих книгах в разделах о гетеротрофной части сообществ приводятся сведения и о грибах как облигатных участниках, осуществляющих биологический круговорот веществ. Однако эти сведения скудны и относятся в основном к почвенным микроорганизмам.

Огромная группа широко распространенных в природе грибов — макромицетов — полностью либо за редким исключением выпала из такого рода исследований, несмотря на то, что макромицеты выступают в роли основного регулятора вещественно-энергетических процессов, происходящих в экосистемах. Макромицеты участвуют в снабжении древесных и травянистых растений питательными веществами и водой. Обладая в высшей степени развитым ферментативным аппаратом, принимают участие в деструкции мертвого органического вещества в виде отпада, опада и подстилки. Они определяют существование и жизнедеятельность отдельных групп почвенных и ряда наземных животных, микроорганизмов, простейших, а также являются продуцентами белков, ферментов, биологически активных веществ, в связи с чем все шире применяются в сельском хозяйстве, медицине, промышленности. В то же время

грибы в качестве паразитов наносят объектам сельского и лесного хозяйства огромный ущерб.

В лесных биогеоценозах грибы являются важнейшим гетеротрофным звеном и, по-видимому, именно они осуществляют в наиболее значительной мере ту часть биологического круговорота веществ, которая связана с процессами минерализации и гумификации. Между тем до сих пор в микологических исследованиях не развиты как аутоэкологические, так и синэкологические направления, лимитируемые в основном слабыми знаниями экологии грибов. Преобладание в микологии маршрутных методов исследований не дает возможности количественно оценить и выяснить структуру грибных сообществ. Все это и определило характер данной работы.

Объект наших исследований составляла одна из групп грибов — макромицеты. Группа выделяется не по таксономическому, а по размерному признаку и включает около 5,5 тыс. видов в основном из классов базидио- и аскомицетов и группы порядков гастеромицетов. По типу питания макромицеты делятся на симбиотрофы-микоризообразователи, сапротрофы и паразиты. Последняя группа малочисленна и нами почти не изучалась.

Конкретные задачи настоящей монографии заключались в следующем: 1) разработать методику стационарных микологических исследований; 2) выявить видовой состав и трофическую структуру группировок макромицетов в различных по возрасту и составу лесных сообществах; 3) показать пути формирования группировок макромицетов в динамике; 4) выяснить экологические требования и принципы пространственного размещения трофических групп и отдельных видов макромицетов; 5) выявить биоиндикационную значимость группировок и видов грибов в отношении жизненности древесных пород и процессов разложения мертвого органического вещества; 6) разработать методы и оценить возможности применения искусственной микоризации почв в условиях антропогенно нарушенных лесов

Данная работа является результатом собственных исследований и анализа современной микологической литературы. Стационарные исследования сроком не менее трех лет проводили в сосняках Костромской области на территории южнотаежной станции ИЭМЭЖ АН СССР (1978—1980 гг.), в искусственных лесных насаждениях Джаныбекского полупустынного стационара Лаборатории лесоведения АН СССР (1978—1980 гг.), в сосняках на территории Приокско-Террасного заповедника (1979—1982 гг.), на лесных островах Кандалакшского заповедника (1980—1982 гг.). Часть маршрутных исследований проведена в лесах Калининской, Смоленской и Архангельской областей. Основной объем работ осуществлен на Малинской биогеоценологической станции ИЭМЭЖ АН СССР,

расположенной на территории Нарофоминского района Московской области с 1965 по 1982 г., где наши исследования являлись частью комплексных биогеоценологических исследований. В связи с этим я приношу глубокую благодарность всем сотрудникам станции, принимавшим участие в постановке проблемы, сборе и обработке материалов: заведующему Лабораторией биогеоценологии им. В.Н. Сукачева ИЭМЭЖ АН СССР д-ру биол. наук Н.В. Дылису и коллективу руководимой им лаборатории, а также бывшим сотрудникам этой лаборатории — докторам геогр. наук Ю.Г. Пузаченко, Н.Н. Выгодский, канд. геогр. наук А.Н. Золотокрылину. Приношу также искреннюю благодарность сотрудникам других научных учреждений, принимавших участие в комплексных исследованиях: докторам биол. наук Н.М. Черновой, А.И. Уткину, Л.А. Карпачевскому, канд. биол. наук Н.В. Зукерт, П.В. Гордиенко, М.М. Гюшевой-Богоевой. Выражаю признательность за помощь в определении грибов канд. биол. наук Б.П. Василькову и Э.Л. Нездойминого.

Глава I

ПРОБЛЕМЫ МИКОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение первичной продуктивности лесных сообществ осуществляется давно и успешно. Иначе обстоит дело с исследованием вторичной продуктивности и организмов, создающих ее. Выяснение их структурной и функциональной организации, а также роли, которую они играют в материально-энергетических процессах природных систем, — первоочередная задача, стоящая перед биологами, занимающимися различными группами этих организмов. Особое место среди них принадлежит гетеротрофам-редуцентам, использующим в качестве источника питания и энергии готовые органические вещества, создаваемые автотрофами. К этому "царству", по выражению Ю. Одума (1975), принадлежит и огромный мир специализированных редуцентов-грибов, часть которых относится к макромицетам. Макромицеты в лесных сообществах представляют собой чрезвычайно полиморфные группировки. Издавна сложившееся разделение макромицетов на макоризообразователей, сапротрофов и паразитов указывает на функцию, которую они выполняют в природе. По мере накопления фактического материала о видовом составе грибов и их пространственном размещении произошло дробление сложившихся экологических групп. Особенно это коснулось сапротрофных напочвенных макромицетов. На основе тощической и трофической приуроченности видов выделились экологические группы гербо-, брио-, карпо-, копро-, энтомо-, птеридио-, карботрофов. Изучение в природных условиях трофической специализации напочвенных сапротрофов в стадиях сукцессионного преобразования мертвого органического вещества позволяет дифференцировать их на группы, мицелий которых (т.е. рабочая часть гриба, определяющая его функцию в природе) приурочен не только к отдельным этапам сукцессии, но и к фракциям опада и подстилки. Таким образом, структура группировок макромицетов даже одного трофического уровня представляется чрезвычайно сложной. В связи с этим изучение макромицетов в биогеоценозах прежде всего требует решения дискуссионного в настоящее время вопроса о месте их группировок в структурно-функциональной организации лесных сообществ. В настоящее время существует несколько точек зрения на положение грибов в природных системах

(Каламзэс, 1965а, 1975; Бурова, 1971а, 1976б; Дудка и др., 1976; Степанова, Мухин, 1979; Великанов, Успенская, 1980; Сержанина, 1984). Большинство микологов включают группировки грибов в состав определенного фитоценоза и выделяют их в качестве структурно и функционально подчиненных ему синузий. Некоторыми авторами при этом обосновывается неприемлемость выделения микоценозов (Дудка и др., 1976). Поскольку все обоснования строятся на аналогии микоценоза с понятием "фитоценоз", со многими положениями, изложенными в этой работе, трудно согласиться. Само понятие "ценоз" вряд ли в полном его смысле можно отнести к группировкам грибов, объединяющих организмы различного трофического уровня, так как непосредственного взаимодействия между, например, ксилотрофами и микоризообразователями проследить пока что визуально не удастся. Их сосуществование в пределах одного типа местообитания определяется консортивных взаимоотношениями на уровне различных порядков. Однако для грибов одного трофического порядка употребление термина "микоценоз" даже более обосновано, чем фитоценоз, а существование его в полном смысле этого понятия подтверждено многочисленными исследованиями, касающимися всех форм взаимоотношений между грибами (конкуренция, симбиоз, антагонизм, паразитизм). Это работы по изучению ризосферы растений, сукцессий в связи с деструкцией мертвого органического вещества. Поэтому микоценоз, в понимании К.А. Каламзэса (1975), определяемый им как "форма совместного существования ценопопуляций грибов, одинаковых по типу питания", кажется нам вполне приемлемым. К.А. Каламзэс, признавая структурную независимость группировок грибов по отношению к фитоценозу, который является средой обитания для них, выделяет принципиально различные микоценозы паразитов, сапробионтов и симбионтов. В отличие от существующих в настоящее время очень большого количества названий группировок грибов (грибной покров, грибной компонент и даже флора грибов) термин "микоценоз" краток и удобен. В нашем представлении он может рассматриваться как в узком смысле (на уровне одного трофического порядка), так и в широком — совокупность микоценозов в пределах одного типа местообитания.

Решение основных проблем микоценологии сводится сейчас к трем основным направлениям: инвентаризации видового состава грибов в различных условиях местообитания; исследованию влияния биотических и абиотических факторов среды на жизнедеятельность и распределение группировок грибов; выявлению в природных условиях трофической структуры микоценозов и определению сущности взаимоотношений грибов с субстратом (сапротрофизм) или растением-хозяином (симбиотрофизм, паразитизм). Поскольку эти направления касаются всех качественно различных трофи-

ческих групп грибов, микоценологические исследования на уровне каждой группы требуют решения конкретных и специфических задач, приводимых нами ниже.

Изучение макромицетов, образующих микоризу с корнями деревьев, сопряжено с большими трудностями из-за отсутствия простой и доступной для работы в полевых условиях методики, позволяющей достоверно выявить и идентифицировать микоризу. Естественно, поэтому невозможно составить микоризные спектры (определить тип микоризы в различных условиях местообитания), необходимые, как указывает И.А. Селиванов (1981), при проведении микоценологических исследований. Морфологическое описание микориз, образуемых доминантными макромицетами в сосновых лесах с целью распознавания их в природных условиях, проведенное Н.Ф. Чумак (1981), надо признать как наиболее перспективное направление в деле познания биологии и экологии микоризообразователей. По мере дальнейшей разработки выявления микоризы в естественных условиях появится возможность установить видовой состав микоризообразователей, их взаимосвязи с симбионтом в различных условиях местообитания, выяснить причины смены растения-хозяина. Исследование микоризообразователей конкретной древесной породы, а также изучение вертикальной стратификации микоризы, образуемой различными видами грибов, могут внести значительный вклад в разрешение проблемы конкурентных взаимоотношений организмов на уровне одного или ряда трофических порядков. Необходимы исследования по изучению влияния биотических и абиотических факторов среды обитания на видовое разнообразие, распределение и обилие микоризообразователей.

Напочвенные сапротрофы представляют собой одну из самых многовидовых и распространенных в лесных сообществах группировок макромицетов. В своем распределении они зависят от количества и фракционного состава субстрата, которые являются выражением интенсивности процессов деструкции мертвого органического вещества. При микоценологических исследованиях группировок сапротрофов необходимо прежде всего выявить их трофическую структуру, т.е. определить соотношение различных сообществ грибов, в большинстве своем узкоспециализированных на разложении отдельных, химически неоднородных фракциях субстрата, а также изучить условия, определяющие скорость и ритм его разложения. Одним из нерешенных вопросов микоценологических исследований напочвенных сапротрофов остается установление принципов разграничения трофических и топических группировок грибов. Понятия эти зачастую отождествляются, особенно при выделении групп макромицетов, связанных в своем развитии с наиболее трудно разлагаемыми (погребенные остатки древесины, коры и

скелетной части кроны деревьев, шишки, плоды) фракциями подстилки.

К первоочередным проблемам изучения напочвенных сапротрофов относятся и следующие: изучение зависимости распределения группировок грибов от развития напочвенного покрова (травяного, мохового, лишайникового), от фитоклиматических особенностей местообитания — количества поступающих к поверхности субстрата осадков, тепла; выявление стабильных группировок макромицетов для качественно и количественно различных субстратов и стадий его разложения, т.е. определение индикационных свойств отдельных видов или группировок напочвенных сапротрофов; установление форм взаимоотношения мицелия различных трофических групп грибов с обитающими на соответствующей стадии деструкции субстрата организмами (почвенными микроорганизмами, беспозвоночными и т.д.).

Для гумусовых сапротрофов — группы напочвенных макромицетов, в которой фракционная трофическая связь ослаблена в связи с более гомогенной, чем подстилка, средой обитания, в первую очередь необходимо изучение их распределения в зависимости от мощности гумусового горизонта, а также от погодных условий и фитоклиматических особенностей местообитания.

Не менее чем две предыдущие группы грибов в лесных сообществах распространены и ксилотрофные макромицеты, развивающиеся в качестве сапротрофов или паразитов на древесине различных деревьев. Многие грибы, принадлежащие к этой группе, политрофные или, наоборот, узкоспециализированные виды и интразональны в своем распространении. В большинстве своем они не связаны с каким-то определенным фитоценозом или даже с растительной формацией. Видовое разнообразие ксилотрофов определяется качественно однородным субстратом, независимо от того, в какой географической зоне или в составе какого конкретного сообщества находится этот субстрат. В связи с этим микоценологические исследования ксилотрофов ставят своей целью изучение зависимости их распределения от характера субстрата (сухостой, валеж, пни) и степени его деструкции. Последняя зависит от гидротермических особенностей местообитания.

Выявление видового состава грибов в различных экологических условиях можно признать в настоящее время как одно из самых изученных направлений микоценологических исследований. В ГДР, ФРГ, Франции, Австрии и других европейских странах не только полностью изучен видовой состав грибов, но и успешно проводится их картирование. На микологическом конгрессе в Праге, проходившем в 1960 г., был организован специальный комитет по делам картирования макро- и макромицетов, однако в появившейся в 1974 г. первой европейской карте грибов полностью отсутствовали

сведения о грибах СССР. Говоря об изученности макромицетов на территории нашей страны, необходимо отметить неравномерное распределение таких исследований. Если для ряда регионов — Прибалтика, Белоруссия, Украина, Карелия, Кавказские республики, некоторые районы Средней Азии и Сибири, Дальний Восток — с большей или меньшей полнотой представлены сведения о видовом составе и распределении грибов, то север и центр европейской части СССР, большинство районов Западной и Восточной Сибири микоценологически совсем не изучены. Существующие в настоящее время региональные краткие определители и атласы грибов не включают всего разнообразия грибов, а порой носят исключительно популярный характер и рассчитаны в данном случае на грибников-любителей.

Экологические исследования, проводимые как у нас в стране, так и за рубежом, представлены в основном работами микофитоценологического аспекта. Несмотря на то что начало этих работ было заложено еще в конце прошлого — начале нынешнего века (Ferry, 1887; Boudier, 1901; Scharfetter, 1908; Massart, 1910), дальнейшего развития в плане как методическом, так и экологическом они не получили. Экологические исследования до сих пор остались на уровне выявления по плодовым телам видового состава грибов в рамках определенного типа леса и изучения их фенологии. Обилие плодовых тел связывают в основном с количеством осадков и тепла. Такого рода исследования были проведены в классических по тому времени работах (Haas, 1933, 1953; Friedrich, 1936, 1940; Höfler, 1954, 1955; Wilkins et al., 1937; Leischner-Siska, 1939; Lange, 1948; Parker-Rhodes, 1951, 1957; Kotlaba, 1943; Cooke, 1955a, 1958). Все они ставили своей целью прежде всего разработку методики микозкологических исследований. В зависимости от типа леса и сложности его горизонтальной структуры были предложены площади и трансекты различной величины. На них проводили исследования как по выявлению видового состава грибов, так и по фенологии, экологии и трофической структуре группировок грибов (Ubrizsy, 1948; Parker-Rhodes, 1951, 1957; Friedrich, 1940; Cooke, 1953, 1955b, 1972; Bohus, Babos, 1960, 1967; Horak, 1959, 1963; Lisiewska, 1972, 1978; Nespiak, 1962, 1968; Orlos, 1957).

Основой всех методических разработок был и остается по-прежнему геоботанический подход. Однако проведенные таким образом исследования не разрешают основной проблемы микоценологии, так как не способствуют выявлению действительных границ группировок макромицетов (Каламзс, 1975; Бурова, 1982б). Высокая степень трофической специализации многих видов грибов исключает применение геоботанических или фитоценологических методов исследований для изучения их распространения. В качестве обоснования сказанного выше приведем пример. Присутствие единственного де-

рева в составе фитоценоза, как правило, не отражается в формуле его древостоя как явление, не характерное для типа леса. При этом аналог типа, не имеющий этого единственного дерева, с полным правом сравнивается микоценологически с первым. В результате в типологически одинаковых лесных сообществах обнаруживаются довольно резкие видовые различия, обусловленные появлением грибов, трофически (симбиотрофно или через опад и подстилку) связанных с единственным деревом в составе древостоя. Оно для макромицетов в данном случае представляет собой своеобразный "фитоценоз" с его центральной (подкроновой) и контактной зонами, где перекрываются фитоценотические свойства основного биогеоценоза с его структурно-функциональной частью — парцеллой.

При микологических исследованиях, проводимых нами в естественных и искусственных насаждениях Подмосковья, выяснилось, что количество видов в 40-летних чистых культурах ели — 24, а в тех же культурах с одним деревом березы — 35. Среди 11 связанных с березой макромицетов, 3 вида относятся к группе симбиотрофов и 8 — к напочвенным сапротрофам. Присутствие одного дерева ели в дубо-липняке снытево-волосистоосоковом увеличивает разнообразие микромицетов в нем на 20—35% и обуславливает существование нехарактерных для широколиственных лесов видов *Micromphale perforans*, *Marasmius bulliardii*, *Mycena sanguinolenta*, *M. vulgaris*.

Еще резче такое явление прослеживается на примере обедненных видами грибов типов леса, например осинников. Если для чистых осинников характерны в среднем 10—15 видов напочвенных макромицетов, то примесь единственного дерева березы увеличивает их количество до 25—30. Таким образом, оказывается, что список видов, составленный для осинника, в данном случае характеризует не этот тип леса, а скорее березняк, так как большинство видов связано трофически с единственным деревом березы. Несмотря на это, при микологических исследованиях не указывается даже формула древостоя, поэтому видовой состав грибов для определенного фитоценоза представляется в таких случаях как некое абстрактное явление. Только видовой состав грибов, составленный для монодоминантных лесов, например чистых ельников, сосняков, березняков и т.д., микологически полностью характеризует тип леса.

Метод, в полной мере отвечающий требованиям микоценологических исследований, должен основываться, по нашему мнению, на учете парцеллярной структуры лесных биогеоценозов и консортивных взаимоотношениях организмов. При сочетании этих понятий наглядно прослеживаются различия в составе, обилии и распределении грибов (Бурова, 1968; Каламээс, 1975; Черемисинов, 1975; Великанов, Успенская, 1980).

Существенный вклад в развитие идей о консортивных взаимоотно-

ношениях грибов в биогеоценозах вносят работы Т.А. Работнова (1977). В них он рассматривает трофические группы грибов, в достаточной степени автономные и не зависящие друг от друга, как обязательные элементы биогеоценозов, тесно связанные с растениями и животными. В микологии консортивные взаимоотношения рассмотрены пока что на уровне только одной группы макромицетов-симбиотрофов (Селиванов, 1981). По отношению к микромицетам аспекты консортивных отношений цветковых растений и грибов анализируются в работах С.А. Симонян, А.М. Барсегян (1977). Дальнейшего развития эти исследования не получили.

Парцеллярный метод исследований в микологии позволяет получить материалы, вскрывающие экологические закономерности распределения грибов в пространстве. По нашим данным, виды с относительно широкой экологической амплитудой характеризуют в целом хвойные и лиственные парцеллы в сложных (хвойно-лиственных) лесных биогеоценозах, а их обилие указывает на оптимальность или экстремальность условий местообитания для жизнедеятельности грибов в группах парцелл. Присутствие видов с узкой валентностью носит индикационный характер, определяя различия условий в пределах одной группы парцелл. Конечно, существует и особая группа видов, в максимальной степени политрофных, встречающихся как в хвойных, так и в лиственных лесах, развивающихся в крайне различных экологических условиях. К этой группе относятся, например, *Laccaria laccata*, виды родов *Russula*, *Lactarius*, *Cortinatius*. Она немногочисленна и тем более не характеризует какой-то определенный тип леса.

Различия в условиях местообитания для макромицетов в пределах одного типа леса могут быть выражены гораздо резче, чем между типами леса. Микологическое сравнение сосново-зеленомошных и зеленомошно-кустарничковых парцелл в сосняках на песчаных террасах географически удаленных регионов (долины рек Оки и Унжи) показало идентичность их видового состава и соотношения трофических групп макромицетов. Березовые (злаково-зеленомошные) парцеллы в тех же различных типах осняков близки по набору видов и количеству видов (коэффициент общности по Жаккару 80–85%). В то же время в границах одного типа — сосняка зеленомошно-кустарничкового — видовое сходство двух основных парцелл (сосново-мертво-покровной и сосново-зеленомошной) оказалось равным 20–25%.

Микоценологические исследования, проведенные по предложенной нами методике, проведены пока что в работах П.В. Гордиенко (1979) на примере ксилотрофных грибов и Гюшевой-Богоевой (1981), относящихся к напочвенным сапротрофам.

Функциональное направление микоценологии удовлетворительно разработано на уровне одной из трофических групп грибов-кси-

лотрофов. Начало этих работ было положено В.Я. Частухиным (1945, 1952, 1967; Частухин, Николаевская, 1969). В дальнейшем оно с успехом было развито (Родионова, 1968, 1970; Степанова, Мухин, 1979; Мезенцева, 1982). Ими разработана методика, позволяющая проследить интенсивность разложения древесины и опада в естественных и лабораторных условиях. Было установлено, что полное разложение веточного опада березы и осины на Южном Урале происходит за 10—11 лет (Мухин, 1977). При этом 77% веществ, образующихся при микогенном разложении древесины, составляют $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$, т.е. расходуются на энергетический обмен. 20% — биомасса грибов и около 3% приходится на органические вещества во внешней среде (культуральная жидкость). Баланс веществ, образующихся при разложении древесины базидиомицетами в основном афиллофоровыми, выражается соотношением 26 : 7 : 1, где за единицу принято количество органического вещества в среде. В противоположность В.Я. Частухину (Частухин, Николаевская, 1969), В.А. Мухин (1977) считает, что "предшествующая стадия разложения не является подготовительной для последующей" и что "смена сукцессий грибов на разлагающейся древесине является следствием их конкуренции за субстрат". Вряд ли можно согласиться с этим утверждением, так как сукцессионные процессы и преобразования субстрата основаны прежде всего на явлении четко выраженной специализации к биохимическому составу и состоянию энергетического материала и сопровождается специфическим комплексом редуцентов, относящихся к самым различным группам организмов (Чернова, 1977; Стриганова, 1980).

Исследования Л.М. Мезенцевой (1982) показали, что подстилочные сапротрофы, осуществляющие деструкцию листового опада (листья березы, хвоя сосны, листья вейника) в сравнении с ксилотрофами затрачивают на образование биомассы 6%, т.е. в три раза меньше; 77,4% ассимилированного органического вещества составляют продукты дыхания и 16,6% переходят в раствор. Таким образом, микогенное разложение древесины и опада характеризуется высокой активностью метаболизма грибов ксилотрофной и подстилочной группы макромицетов. В отношении ассимиляции веществ, заключенных в массе мицелия и плодовых тел ксилотрофов и подстилочных сапротрофов, наблюдаются резкие различия, связанные с биологическими особенностями развития многолетних дереворазрушающих грибов и "эфемерных" подстилочных сапротрофов.

В опытах с культурами дереворазрушающих грибов получены данные, характеризующие их активность. Лигно- и целлюлозоразрушающие грибы обладают способностью к полному разложению древесины без участия других групп деструкторов, однако обедненность субстрата минеральными элементами препятствует реализации этого процесса в названном объеме.

Способности высших базидиальных грибов разлагать лигнинсодержащие органические вещества были экспериментально доказаны впервые Р. Фалком (Falk, 1930). Развивая исследования в этом направлении, Ваксман и Нисен (Waksman, Nissen, 1932) показали, что некоторые базидиомицеты в качестве источника углерода предпочитают использовать лигнин мертвого органического вещества. Развитую в высшей степени способность агариковых грибов разлагать лигнин и целлюлозу доказали лабораторные эксперименты Г. Линберга (Lindeberg, 1944, 1946, 1948, 1955), Л. Фриза (Fries, 1949, 1955) и ряда других исследователей (Mikola, 1954a, b; Saito, 1956; Hering, 1965, 1967; Hudson, 1968; Родионова, 1968, 1970; Павлова, 1971; Казанцева, 1971).

Выяснению роли грибов различных трофических групп в деструкции органических веществ, которую они играют в природе, посвящены, кроме указанных работ, исследования Н.Ф. Еленева (1923), впервые указавшего на необходимость изучения сукцессионных смен организмов при деструкции древесины. В дальнейшем на это указывали ряд авторов (Garrett, 1951; Saito, 1956; Kendrick, Burges, 1962; Hering, 1965, 1967; Hudson, 1968; Павлова, 1971; Watson et al., 1974; Черемисинов, 1975). Вся сложность проведения такого рода работ связана с неразработанностью соответствующей методики, и в частности методов выделения базидиальных грибов в культуру. Оригинальный метод, предложенный Дж.Х. Варкупом (Warcup, Talbot, 1962) и заключающийся в помещении чашек с агаризованными средами непосредственно в субстрат под плодовыми телами грибов, позволил выяснить стратификацию мицелия многих базидиальных макромицетов в природе. Ряд методов для выделения базидиомицетов в культуру предложен и описан в работах других авторов (Manka, Gierczak, 1968; Мирчинк, Лебедева-Марфенина, 1973). С указанными выше проблемами теснейшим образом связан и вопрос об определении массы мицелия. Точность всех предложенных методов пока что остается на исключительно низком уровне. Даже самые объективные из них — метод "агаровых слоев" и "хитиновый" (Frankland, Lindley, 1978) — дают не количественные оценки реального запаса мицелия в субстрате, а относительную характеристику сравниваемых образцов. А. Неспяк (Nespiak, Biegus, 1975), пользуясь методом микрофотографирования высушенных и измельченных образцов подстилки, установил, что максимальные запасы мицелия подстилочных сапротрофов в различных типах леса приходятся на осенний период, минимальные — на зимний и ранневесенний. Ту же закономерность отмечают В.Н. Борисова, Л.М. Двойнос (1977) для грибов, заселяющих опавшие листья и хвою в равнинных и горных лесах Украины.

Проблема взаимоотношений грибов с другими группами редуцентов находится пока что на начальной стадии своего развития.

В большинстве своем она решается на уровне экспериментов, проводимых с культурами в лабораторных условиях (Garrett, 1951; Егорова, 1968; Частухин, Николаевская, 1969; Hintikka, 1970; Gagdil, Gádgil, 1971; Сафрай, Гарибова, 1977; Гарибова, 1982; Мезенцева, 1982). Трофические взаимоотношения между специализированными группами почвенных беспозвоночных-микофагов и потребляемого ими мицелия высших и низших грибов подробно рассматриваются в работах Л.С. Козловской (1968, 1976, Козловская, Жданникова, 1961, 1962; Козловская, Загуральская, 1966), в работах Н.М. Черновой (1977), Б.Р. Стригановой (1980).

В большинстве своем перечисленные выше проблемы микоценологии решены либо частично, либо совсем не решены, поэтому для успешного развития микоценологического направления необходима интенсификация исследований в этом плане и привлечение большего количества специалистов в комплексные биогеоценологические стационарные работы.

Глава 2

МЕТОДИКА

МИКОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Начальный этап любых экологических исследований заключается в инвентаризации видового состава организмов. Безусловно, это один из самых важных и трудоемких процессов работы. В микологических исследованиях о наличии или отсутствии того или иного вида судят исключительно по плодовым телам, хотя основной рабочей частью является мицелий, в котором происходят химические и энергетические превращения и изменения. Однако из-за несовершенства методики выделить и определить массу мицелия в природе пока не представляется возможным. Поэтому первоочередной задачей микологических исследований была и остается разработка методов учета мицелия.

Методика микоценологических исследований до сих пор далеко не полностью разработана, и каждый исследователь пользуется своей, удобной для поставленных перед ним задач методикой. В результате сравнение полученных материалов становится почти невозможным.

До недавнего времени в микологии применялся исключительно маршрутный метод исследований, сводящийся главным образом к оценке обилия и общественности видов по шкалам Г. Гааса (Haas, 1933). Шкала обилия: 5 — всюду часто, 4 — во многих местах, 3 — неравномерно, ~~рассеянно~~, 2 — очень рассеяно,

1 — единично, (+) — только в одном месте. Шкала общности: 5 — равномерно по всей площади, 4 — рядами, кольцами или другими скоплениями, 3 — большими группами, 2 — маленькими группами, 1 — одиночными экземплярами. Конечно, объективной оценки количества плодовых тел грибов такие методы дать не могут, однако до сих пор они составляют основу большинства микологических исследований. Одноразовые маршрутные исследования дают только общие представления о видовом составе макромитов в рамках определенного фитоценоза для данного срока, но не для всего периода вегетации. Даже одногодичные стационарные исследования с регулярным посещением пробных площадей не могут полностью выявить видовой состав грибов, воспроизводящих плодовые тела в силу физиологических причин и погодных условий не ежегодно. По нашим наблюдениям, проведенным в годы с различными метеорологическими условиями, первый год стационарных микологических исследований позволил выявить не более 40% видов, найденных за последующие годы. Однако маршрутный метод исследований нельзя отвергать полностью, так как многие районы СССР совершенно не исследованы в микологическом отношении и поэтому рекогносцировочные наблюдения в них необходимы.

Многие микоценологические работы зарубежных и отечественных авторов, посвященные разработке методики исследований, ставят своей целью определение величины учетной площади. Она должна удовлетворять требованиям наиболее полного собирания субстратов и экологических ниш для жизнедеятельности макромитов различного трофического уровня. На выбранной площади должны сохраняться основные соотношения трофических групп грибов и характер их распределения.

Выбор методики микологических исследований определяется в настоящее время положениями той геоботанической школы, взглядов которой придерживаются авторы. Так, сторонники геоботанической школы Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1951) работают на пробных площадях, величина которых соответствует гомогенности высшей растительности. М. Ланге (Lange, 1948) применяет в своих исследованиях метод скандинавской геоботанической школы, принципом которой является изучение растительности на однометровых квадратах, заложенных в различных участках определенного типа леса. При этом количество их достигает 100 и более. Английские микологи (Wilkins et al., 1937) в своих исследованиях пользуются трансектами различной величины в зависимости от характера растительности, т.е. ее горизонтальной структуры. Австрийские микологи (Friedrich, Haas, Hofler) проводят свои исследования на квадратах 10 × 10 м, которые по их мнению, не соответствуют минимум-ареалу в смысле

Браун-Бланке. Г. Гаас (Haas, 1933) закладывал квадраты с величиной стороны в 100, 150 и 200 м и подтвердил мнение австрийских микологов о минимум-ареале макромицетов. Однако и в дальнейших своих исследованиях указанные авторы пользовались теми же площадями выявления, т.е. в основном 100-метровыми квадратами, несмотря на то, что К. Хефлер (Hofler, 1954) еще в 1938 г. доказал, что при применении их не учитывается около 70% характерных видов. Г. Бохуш и М. Бабос (Bohus, Babos, 1960) проводят микологические исследования, учитывая сложность определенных фитоценозов. Так, например, в широколиственных лесах Венгрии макромицеты изучались ими на площадях в 500 м². В. Вилькинс (Wilkins et al., 1937), изучавший грибы на трансектах величиной 1 × 10 м в количестве 20, пришел к выводу, что при такой относительно большой площади выявления около 25% видов не учитывается. Предложенный М. Ланге (Lange, 1948) метод маленьких пробных площадей (не более 1 м²) и используемый в дальнейшем другими микологами (Lisiewska, 1978) дает возможность не только выявить наиболее полно видовой состав макромицетов, но и получить сведения об их фенологии и экологии. Он считает, что 6–8 наблюдений за вегетационный период вполне достаточны для микозкологических исследований. С этим трудно согласиться, так как, по нашим наблюдениям и данным Е. Хорака (Horak, 1963), продолжительность жизни плодовых тел большинства макромицетов ограничена 5–10 днями, а некоторых видов – 3–5 дней.

В отечественной микологии, как одной из самых "молодых" наук, методика исследований была предложена в работах Л.Н. Васильевой (1959) и К.А. Каламэсса (1965 а, б). Учетная площадь в первом случае составляла 500 м² и состояла из 100-метровых квадратов, заложенных по углам и в центре пробной геоботанической площади, во втором – 900 м², составленная из 30 трансект, шириной 2 м. Предложенная указанными авторами методика микологических стационарных исследований применима, по-видимому, только к фитоценозам с более или менее гомогенной растительностью, где можно найти однородные участки такой величины.

В результате наших исследований, проведенных в сложных по горизонтальному и вертикальному строению лесных сообществах (хвойно-лиственные леса Подмосковья), мы пришли к выводу, что в основу микологических, и особенно микозкологических, работ должен быть положен метод парцеллярного строения биогеоценозов. Хотя биогеоценоз в принципе связан с однородными участками, однородность его, как отмечает Н.В. Дылис (1969), относительна и не носит абсолютного характера. На площади одного и того же биогеоценоза всегда имеются участки, раз-

личные по составу и структуре растительности, почв, животного мира. Эта неоднородность обусловлена в основном либо физическими микроусловиями, либо неравномерностью состава и полноты древесного яруса, либо нарушениями антропогенного характера. Особенности парцелл, заключающиеся в специфике теплового и светового режимов, характера, строения и состава фитоэлемента, подстилки и почвы, имеют большие различия, и потому макромицеты, входящие как функциональная часть в них, следует изучать не на всей площади определенного биогеоценоза, а в конкретных парцеллах. Особенно необходим такой методический подход при изучении группы напочвенных сапротрофов. На это указывал в свое время В.Я. Частухин, проводивший изучение макромицетов в аспекте их биогеоценотической роли на участках, однородных по строению и составу подстилки, которые он назвал "ситуацией" (Частухин, Николаевская, 1969). По определению "ситуация" в известной мере соответствует биогеоценотической парцелле. Предложенный метод является в настоящее время наиболее перспективным, так как позволяет наиболее достоверно судить об экологии, распределении и о трофических связях макромицетов.

При изучении массы подстилочных сапротрофов в лесах Приморского края без учета их парцеллярной структуры, по данным Е.М. Шалапугиной (1974), необходимое количество однометровых площадок при $P = 10\%$ колеблется от 197 до 282, поэтому в лесных сообществах с выраженной мозаичностью напочвенного покрова микологические исследования следует проводить только раздельно по элементам вертикально-горизонтальных структур — парцеллам.

Микоценологические исследования, по нашему мнению, должны быть основаны на сочетании маршрутных, стационарных и экспериментальных методов анализа, так как только при таком методическом подходе можно выяснить взаимосвязи макромицетов со средой обитания, понять и изучить экологические требования видов, найти пути выделения мицелия грибов.

Для изучения видового состава и массы плодовых тел необходим метод раздельного учета макромицетов в зависимости от размеров карпофоров. Микоризообразователи по возможности следует собирать на всей пробной площади. Абсолютный учет достаточно проводить два раза в месяц, учитывая продолжительность существования их плодовых тел (12–28 дней). В периоды массового появления симбиотрофов такой учет проводить почти невозможно, поэтому его можно заменить учетом с трансект шириной 1 м, заложенных по периметру пробной площади на расстоянии не менее 2 м друг от друга.

Для выявления видового состава ксилотрофов наиболее резуль-

тативными оказались площади размером 10×10 м и в таком количестве, чтобы в совокупности они соответствовали площади выявления в определенном биогеоценозе. По данным П.В. Гордиенко (1979), в хвойно-широколиственных лесах Среднего Сихотэ-Алиня площадь выявления видового состава ксилотрофов составила 0,51 га. Однако существование большого числа видов с небольшой встречаемостью, количество которых постепенно увеличивается, при возрастании размеров площади учета может довести ее размеры до 3,5 га.

Напочвенные сапротрофы следует учитывать на площадях различного размера в зависимости от величины плодовых тел грибов. Гумусовые сапротрофы, обладающие более или менее крупными карпофорами, например из родов *Clitocybe*, *Inocybe*, *Lepiota*, мы предлагаем учитывать на трансектах 10×1 м, причем общая площадь учета должна составлять не менее 25–30% от изучаемой (биогеоценоз в целом, парцелла).

Для выяснения величины наиболее результативной площади выявления состава сапротрофов на опаде и подстилочных, обладающих очень мелкими плодовыми телами, мы использовали квадраты со стороной в 1, 2, 10 м и трансекты 1×10 м. Средняя ошибка при учете количества экземпляров и видов грибов в первом случае составила $m = \pm 19\%$, во втором $\pm 27\%$, в остальных $\pm 28\%$, т.е. ошибка оказывается наименьшей при использовании площадок 1×1 м (при сохранении одинаковой площади учета, составляющей 25–30% от изучаемой).

В различные фенологические сроки результативность площадей учета изменяется: при массовом появлении плодовых тел сапротрофов точность определения средних значений ($\bar{p}$) количества экземпляров и массы карпофоров увеличивается (средняя ошибка уменьшается), при меньшем обилии — ошибка увеличивается. Кроме того, надо отметить, что при одинаковой величине и количестве учетных площадей ошибка в различных парцеллах неодинакова и зависит от гетерогенности условий местообитания для грибов. В этом можно убедиться, сравнивая величины коэффициента вариации v_c и m в различных парцеллах липо-ельника зеленчуково-волосистоосокового (табл. 1).

Из приведенной таблицы видно, что наиболее однородной по условиям местообитания для сапротрофов являются елово-липовая и осиново-снытевая парцеллы, в которых для получения достоверных данных по массе плодовых тел и количеству видов и экземпляров макромицетов достаточно заложить не более 15 однометровых квадратов, а в остальных необходимо их число как минимум удвоить.

Однако большие величины коэффициента вариации и ошибок учетов показывают, что и этот метод, т.е. использование малых

Таблица 1

Изменение точности учетов подстилочных сапротрофов от условий местообитания

Парцелла	m, %		V _c , %	
	для количества экземпляров	для массы карпофоров	для количества экземпляров	для массы карпофоров
Елово-волосисто-осоковая	± 23	± 32,0	83	110
Елово-костянично-зеленомошная	± 25	± 80,3	93	312
Елово-зеленчуковая	± 18	± 12,7	71	73
Елово-липовая	± 13	± 10,0	50	41
Осиново-снытевая	± 18	± 10,2	66	79
Елово-кисличная	± 22	± 24,0	84	92

квадратов, не может в достаточной мере охватить всего разнообразия условий местообитания для подстилочных и опадных сапротрофов, узкоспециализированных на деструкции отдельных фракций опада и подстилки. Поэтому изучение их пространственного размещения необходимо проводить в соответствии с запасами и распределением субстрата. По данным Л.О. Карпачевского (1977), учет запасов и фракционного состава опада и подстилки в лесных биогеноценозах должен быть дифференцирован по парцеллам, а в пределах парцеллы по микрозонам — приствольной, с высокими запасами подстилки; в средней части проекции кроны с минимальными ее запасами; на периферии проекции кроны, с более высокими, чем в предыдущей зоне, запасами подстилки. При такой методике учетов коэффициент вариации резко уменьшается от варианта — тип леса в целом без учета парцеллярной структуры (65%) к варианту — приствольные части в парцеллах (14%). Эти данные относятся к запасам "активной" фракции подстилки (Карпачевский, 1977). Необходимая повторность отбора образцов в приствольных частях парцелл при точности 20 и вероятности 0,95 составляет всего 5. Учет "неактивной" фракции подстилки (ветви, шишки, плоды), как и учет опада, следует проводить по методике, предложенной Л.О. Карпачевским (1977), на трансектах шириной 0,4 и длиной 2,5 м, расположенных от ствола дерева к периферии кроны, или продолжить трансекту далее,

к соседним стволам. Но поскольку варьирование запасов, и особенно фракционного состава опада и подстилки, в лесных биогеоценозах может достигать очень больших величин (150% и более), мы предлагаем для изучения трофической структуры сапротрофов (на опаде, подстилке и гумусных) применять метод ординации (Раменский, 1971), заключающийся в наборе точек-площадок не более $0,25 \times 0,25$ м в пределах колебания величины фактора-запасов и мощности слоев подстилки, мощности гумусового горизонта, количества представителей "неактивной" фракции подстилки. Количество точек не должно быть меньше 20.

Для изучения экологии макромицетов, т.е. зависимости их распределения не только от характера субстрата, но и ряда других факторов, мы пользовались трансектой шириной 1 м и длиной 56 м, разделенной на отрезки по 0,25 м длиной и заложенной так, чтобы она учитывала по возможности все встречающиеся в данном биогеоценозе парцеллы. На ней были закартированы проекции крон деревьев и подлеска, травяной и моховой покровы, отдельные элементы субстрата, находящиеся на поверхности почвы (ветви различного диаметра, куски древесины, кора, шишки и т.д.). На каждом отрезке трансекты были взяты образцы опада и подстилки шаблоном диаметром 20 см для определения их запасов и фракционного состава. На этих же участках измерялись: температура (ежедневно в 10, 14 и 18 ч) на поверхности почвы, на глубине 2 и 5 см, где в основном расположен мицелий подстилочных сапротрофов; количество поступающих к поверхности почвы осадков (в качестве приемников использовали стеклянные банки 0,5 и 1 л), радиация (пиранометром Янишевского). На каждом 4-м отрезке измеряли тепловые потоки (тепломером АФИ) на глубине 2–5 см. Тепловой поток определяется количеством тепла, поступающего на поверхность почвы в единицу времени ($\text{кал}/\text{см}^2/\text{мин}$), и зависит от поглощающей способности субстрата, облачности, теплоемкости и теплопроводности среды, структуры и влажности ее, наличия или отсутствия напочвенного покрова. Не реже одного раза в месяц брались образцы субстрата для определения его влажности (по методике, принятой в почвоведении). Наблюдения проводили в течение всего вегетационного сезона. Все грибы картировали на каждом отрезке через 5–7 дней. В результате при обработке полученных данных методом автокорреляции мы пришли к заключению, что изучение факторов, влияющих на распределение макромицетов, необходимо проводить в точках, отстоящих друг от друга на расстоянии: для травяного покрова — 2,4 м, мохового — 4 м, освещенности — 2 м, количества осадков — 0,6 (за сезон), температуры на глубине 2–5 см — 0,8 м, для запасов подстилки — 2,4 м, влажности подстилки — 1,2 м.

Для выявления видового состава грибов эта величина колеблет-

ся от 0,4 м (в августе и сентябре) до 1,4 м (в июле), для массы плодовых тел — 0,4–0,5 м. Интересно было бы провести такие исследования в различных лесных сообществах и сравнить полученные данные. По-видимому, в монодоминантных лесных сообществах величины "шага опробования", вычисленные при обработке материалов методом автокорреляции, по абсолютной величине будут намного больше. Полученные таким способом данные можно обрабатывать статистически, а также другими методами, которые в микологии почти не применяются.

Для обработки данных по грибам до сих пор применяется только метод преобразования попарных коэффициентов сходства, по Маунтфорду (Mountford, 1962), изложенных в работах П.В. Гордиенко (1979), В.А. Мухина (1977), Г.И. Сержаниной (1977 а, в), Л.Г. Переведенцевой (1980) и метод информационно-логического анализа (Гордиенко, 1977, 1979). Описание статистических методов обработки материалов дано во многих источниках (Урбах, 1965; Пузаченко, 1969, 1972; Василевич, 1969; Дмитриев, 1972; и др.). Почти отсутствуют в микологических работах и показатели видовой структуры группировок грибов, широко применяемые в экологии растений, животных, микроорганизмов, такие, как показатели доминирования Симпсона, сходства Серенсона, видового разнообразия (Одум, 1975).

При микологических исследованиях макромицетов, например при изучении взаимосвязей напочвенных сапротрофов с травяным и моховым покровами, опадом, подстилкой, мы предлагаем ряд специальных экспериментов. Однородная площадь размером 4 X 1 м делится на четыре равные части. Одна часть остается контрольной, с другой — удаляется травяной покров, с третьей — моховой, с четвертой — опад и подстилка. Вариантов такого опыта может быть довольно много, а количество их определяется конкретными задачами, стоящими перед исследователем. В течение вегетационного периода непрерывно проводят наблюдения за видовым составом и численностью грибов, состоянием условий местообитания (гидротермического, почвенного и т.п.).

О взаимоотношениях симбиотрофов с древесной породой можно судить по результатам опытов с изоляцией стационарных площадок от корней древесных растений. Все собранные за время микологических наблюдений грибы необходимо взвешивать в сыром и сухом состоянии, поскольку содержание воды в плодовых телах различных грибов неодинаково. Так если карпофоры большинства симбиотрофов и гумусовых сапротрофов содержат до 80–90% воды, то многие сапротрофы на опаде и ксилотрофы всего лишь — 40–50%. Кроме того, вес плодовых тел меняется в зависимости от условий местообитания, погодных условий, фенологических сроков сбора. Осенью грибы всех трофических групп "тяжелее", чем

летом, а вес подстилочных сапротрофов после дождей увеличивается на 15–20%. При многолетних стационарных исследованиях можно составлять таблицы средних весов доминантных видов, учитывая их размеры, тогда при определении массы плодовых тел можно ограничиться лишь пересчетом карпофоров на площади выявления.

Таким образом, только стационарные микологические исследования могут дать возможность количественно оценить группировки макромицетов в лесных биогеоценозах и позволят выяснить экологию трофически различных видов грибов. Основные принципы микоценологических стационарных исследований заключаются в следующем: площадь выявления зависит от размеров особей, она зависит также и от сложности вертикальной и горизонтальной структуры биогеоценозов и от обилия и размещения грибов. Виды-доминанты требуют для выявления видового состава и массы гораздо меньшей учетной площади, чем редкие и единично встречающиеся.

Принадлежность грибов к определенной трофической группе устанавливалась нами экспериментально, путем раскопок и по литературным данным (Лобанов, 1971; Шубин, 1973; Переведенцева, Степанова, 1979 а, б; Селиванов, 1981; Trappe, 1962; Singer, 1975).

Названия грибов даны по Мозеру (Moser, 1955), Бондарцеву (1953) и уточнены по Мозеру (Moser, 1978) и Денису, Ортону, Хору (Dennis, Orton, Hora, 1960).

Глава 3

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГРУППИРОВОК МАКРОМИЦЕТОВ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Экологические группы грибов — понятие не таксономическое. В процессе эволюции у грибов, характеризующихся развитым генетическим и биохимическим адаптивным аппаратом, сложились тесные взаимосвязи с автотрофными организмами (сопряженная эволюция). Это и определило их пространственное распределение и разделение на экологические группы. Критерии выделения экологических групп до сих пор вызывают дискуссии и вносят путаницу в терминологию экологии грибов.

Трофические и консортивные связи макромицетов в лесных биогеоценозах, как правило, определяют их экологические особенности, поэтому в данном случае можно говорить об экологи-

ческих группах грибов, равнозначных трофическим. Выделяемые отечественными и зарубежными микологами экологические группы грибов, приуроченные к субстрату или симбиотрофно связанные с растениями без учета местообитания, правильнее было бы назвать трофическими, поскольку экология большинства видов грибов пока что не изучена.

В микологии до сих пор нет унификации в названии экологических и трофических групп грибов. Каждый исследователь практически пользуется своей собственной терминологией, поэтому одни и те же группы называются сапро-, брио- и т.д. фитами, филами, трофами. Еще большая путаница прослеживается в названии дереворазрушающих грибов, которые названы ксило- или лигно-фитами, филами, трофами и даже фагами (Частухин, Николаевская, 1969; Васильева, 1973; Васильков, 1967; Переведенцева, 1977; Беденко, 1979; Коваленко, 1980б). К.А. Каламээс (Kalamees, 1979), развивая классификацию экологических групп Х. Орлоса (Orlos, 1965), выделяет группы симбионтов и паразитов. Дифференциация групп, предпринятая им, позволила классифицировать все макромикеты на 13 групп. Дальнейшее изучение экологии макромикетов должно привести к еще большему дроблению групп в связи с ярко выраженной специализацией к субстрату. Примером этого могут служить исследования М.М. Гюшевой-Богоевой (1981), которая при изучении подстилочных сапротрофов на ограниченной территории (два типа сосняков в Приокско-Террасном заповеднике Московской области) выделяет пять групп и семь подгрупп грибов одного трофического уровня. Ниже приводится ее классификация, в которой за основу взяты экологические группы К. Каламээса (1975).

1. Сапротрофы на опаде: а) сапротрофы на хвойном опаде, б) на лиственном; в) на шишках; г) на мелком опаде деревьев.
2. Сапротрофы в подстилке: в хвойной; в лиственной; в хвойно-лиственно-травянистой.
3. Гумусовые сапротрофы.
4. Сапротрофы на погребенной древесине.
5. Сапротрофы на мхах (бриотрофы).

В этой самой подробной в настоящее время классификации напочвенных сапротрофов, с нашей точки зрения, наблюдается отмеченная ранее путаница в понятиях экологических, трофических и топических групп грибов. Компоненты "неактивной" фракции подстилки (шишки, погребенная древесина, ветви) могут находиться в различных слоях подстилки и гумусового горизонта как элементы, наиболее трудно разлагаемые. В этом случае грибы, связанные с ними трофически, должны быть включены в одну трофическую группу, а экологически в разные, поскольку гидротермические и биотические условия в названных горизонтах и слоях резко различны. Следовательно, экологическая классификация напочвенных сапротрофов должна быть основана на специфике

условий, создающихся в различных слоях подстилки, к которым приурочен мицелий соответствующих групп грибов. Внутри экологической группы, например сапротрофов, мицелий которых расположен в ферментативном слое подстилки, выделяются топические группы макромицетов, связанные в своем развитии с "неактивной" фракцией подстилки. Те же топические группы можно выделить и для слоев, расположенных выше или ниже ферментативного. Таким образом, в природе существуют самостоятельные, имеющие собственный объем и содержание экологические, трофические и топические группы грибов, которые в зависимости от условий местообитания, определяющих ритм и скорость разложения субстрата, могут совпадать или не совпадать.

Трудности в определении экологических групп макромицетов определяются еще и тем, что большая часть грибов мобильна в отношении типа питания или, сохраняя его, может образовывать плодовые тела в различных по экологической обстановке условиях в "нетипичных" для гриба местах. Так, облигатные в переувлажненных местообитаниях симбиотрофы — *Paxillus involutus*, *Tylopilus felleus* — визуально могут быть отнесены к ксилотрофам, так как плодовые тела их встречаются на пнях и кочках (в заболоченных ельниках, сосняках, березняках), однако связи с корнями симбионтов в этом случае не теряются (Шубин, 1980; Бурова, 1976б; Беглянова, 1982), поэтому трофически они относятся к микоризообразователям, а экологически — к ксилотрофам.

В последнее время появились сведения о грибах, способных образовывать плодовые тела наравне с симбиотрофным типом питания сапротрофно. По данным Л.Г. Переведенцевой, Н.Т. Степановой (1979), список таких видов только для лесов Центрального Прикамья включает около 20 макромицетов. По-видимому, это явление в природе распространено гораздо шире, чем предполагалось ранее. К сожалению, в работе констатируется только факт возможности существования гриба симбиотрофно и сапротрофно, но не обсуждается вопрос о причинах этого явления. Что вынуждает гриб менять тип питания: условия местообитания для развития самого вида или нарушения взаимосвязей с симбионтом? По нашим наблюдениям, в пессимальных для деревьев условиях, при недоступности питательных элементов, например в сфагновых сосняках и березняках, в лесах, находящихся на крайних границах ареала распространения, в искусственных лесных насаждениях, растущих в условиях "нелесной" зоны, такие грибы, как *Laccaria laccata*, *Paxillus involutus*, ведут себя как облигатные симбиотрофы. В лесных сообществах, находящихся в оптимальных для деревьев условиях местообитания, они сапротрофны. Итак, только при изучении экологии грибов можно решить, к какой экологической группе он относится в каждом конкретном случае.

Макромицеты, образующие микоризу на корнях деревьев и кустарников, по данным Риттера (Ritter, 1980), составляют 40% от общего количества макромицетов, известных в настоящее время. В основе их питания лежит принцип симбиотических взаимоотношений между грибом и высшим растением. Природа и механизм связей между симбионтами до конца еще не изучены, несмотря на то, что этой проблеме посвящена обширная литература (Лобанов, 1971; Шемаханова, 1962; Харли, 1963; Шубин, 1973; Селиванов, 1981). Во всех перечисленных работах приводится подробный анализ основных этапов в изучении микоризы, уделяется особое внимание современным проблемам в связи с исследованиями биологии и экологии микоризообразующих грибов, проводимых в основном в лабораторных условиях с чистыми культурами.

До сих пор обсуждается вопрос о возникновении симбиоза грибов и растений. В настоящее время из многочисленных взглядов на эту проблему сложилось два направления: одни рассматривают взаимоотношения симбионтов как мутуалистический паразитизм, в основе которого находится предположение о нападении гриба как паразита на растение и выработка со стороны последнего защитных реакций, контролирующих развитие гриба; другие считают, что отношения организмов представляют собой случай мутуалистического симбиоза, в котором сапротрофный гриб в силу своей неспособности конкурировать с почвенными микроорганизмами за питательные вещества (особенно углеводы) вынужден вступать в сожительство с растениями, от которых он и получает часть необходимых для жизнедеятельности элементов питания. Поскольку изучение микоризы большей частью проводится в экспериментах с культурами грибов, вопрос о происхождении симбиоза вряд ли может быть решен в ближайшее время, так как при таких методах исследований полностью исключаются взаимоотношения между организмами в ризосфере растений, определяющими поведение гриба в естественных условиях. Обе точки зрения на происхождение микоризы объединяет признание положительной роли грибов в процессах снабжения симбионта питательными веществами и водой.

На современном этапе изучения микоризы роль грибов сводится к четырем основным функциям.

1. Перевод азотсодержащих соединений гумуса в усвояемую для растений форму. Впервые высказанная Франком гипотеза об этом явлении была в дальнейшем подтверждена многочисленными экспериментами (Melin, 1936; Эглите, 1955). Однако исследованиями тех же авторов было показано, что соединения гумуса не в одинаковой степени подвержены ферментативному

разложению микоризообразующими грибами. а некоторые его фракции и вовсе не являются источниками питания для них. Предположение об азотфиксирующей способности микоризообразователей было опровергнуто (Melin, 1936).

2. Микоризные грибы участвуют в снабжении растений фосфором, кальцием, калием (Hubsch, 1963; Эглите, 1955; Шемаханова, 1962; Харли, 1963). Только с помощью микоризы растение может усваивать соединения фосфора из труднорастворимых фосфорсодержащих минералов почвы. Извлеченные из субстрата они аккумулируются в микоризном чехле и при отсутствии в почвенном растворе доступного фосфора транспортируются в ткани растений (Харли, 1963). Таким образом, микоризообразующие грибы выступают в роли естественной кладовой источника энергии, определяющего биосинтетические и обменные процессы в клетках растений.

3. Большим количеством полевых и лабораторных исследований была доказана роль микоризы в снабжении растений водой (Мишустин, Емцев, 1970; Шемаханова, 1962). Водоснабжающая функция грибов особенно необходима и важна в условиях недостаточной почвенной влагообеспеченности и засоленности почв. Микориза в сотни раз увеличивает площадь питания и водоснабжения растений. Кроме того, более высокое, чем у корней, осмотическое давление в клетках гифов грибов позволяет растениям существовать в условиях физиологической сухости и на сильно засоленных почвах. Поэтому микотрофия в таежных и аридных зонах является практически единственной формой почвенного питания древесных растений.

4. Одна из самых малоизученных функций микоризных грибов заключается в защите растений от патогенных организмов. Исследования Грабовского (Grabowski, 1972) показали, что гибель чистых культур сосны вызывается отсутствием в почвах микоризных грибов и развитием вследствие этого паразитного гриба *Trametes radiciperta*. Имеются сведения и о макромицетах-симбиотрофах как активных антагонистах возбудителей корневой гнили древесных пород (Магх, 1976). Однако, как правильно отмечает В.И. Шубин (1980), только при изучении всего комплекса микоризосферы и взаимоотношений между организмами, образующими ее (микроорганизмы, почвенные простейшие, беспозвоночные), можно правильно расценить в каждом конкретном случае значение микоризных грибов в качестве защитников растений от патогенов.

В решение этой проблемы большой вклад внесли работы В.И. Шубина (1980), С.Н. Кивиниеми (1980) и др. Исследованиями этих авторов, проведенными в лабораторных условиях, показано, что между почвенными беспозвоночными и микоризными грибами возможны три типа взаимоотношений: антагонистический, при ко-

тором продукты метаболизма грибов губительно действуют на животных, вызывая их парализацию или гибель; нейтральный, когда мицелий грибов может служить в качестве примеси к основной пище беспозвоночных; облигатный, при котором мицелий является единственным источником жизнедеятельности животных (Козловская, 1968; Яковлев, 1980 а, б, в). Опыты по совместному выращиванию культур макромицетов-микоризообразователей, сапротрофных и патогенных макро- и микромицетов показали, что между ними в принципе существуют те же типы взаимоотношений, которые были отмечены между почвенными беспозвоночными и микоризными грибами.

Микотрофное состояние деревьев в естественных условиях расценивается в большинстве случаев нормальным и необходимым явлением, определяющим существование симбионтов. При этом оба организма находятся во взаимоотношении экологически облигатного симбиоза. Широко распространенная в природе микотрофность древесных пород является основой существования лесов практически во всех зонах умеренного климата. Строение и развитие микориз большинства деревьев обнаруживают почти полную идентичность в различных лесах, в связи с чем они объединяются в одну группу эктотрофных микориз (Еропкин и др., 1968). Она облигатна для представителей семейства сосновых,¹ березовых и буковых и характеризуется образованием видимого грибного чехла вокруг коротких (питающих) корней растений и редукцией вследствие этого корневых волосков. От грибного чехла отходят многочисленные гифы гриба, проникающие, с одной стороны, в окружающий грибокорень субстрат, с другой — в межклеточные пространства первичной коры, образуя так называемую сеть Гартига. В отличие от эндозктотрофной микоризы и псевдомикориз гифы эктотрофных грибов не проникают в клетки растений. Образование эктотрофной микоризы придает древесным растениям черты гетеротрофности, так как под микотрофией имеют в виду поглощение только органической пищи из субстрата путем симбиотических взаимоотношений между грибом и деревом. Под автотрофией подразумевается поглощение чисто неорганической пищи корнями растений.

В связи с тем что микоризообразующие грибы, как и сапротрофы, используют в качестве источника питания мертвое органическое вещество, встает вопрос о различиях этих групп. Большинство микоризообразователей в природных условиях не облигатно симбиотрофны и обладают свойствами сапротрофизма, например, в стадии свободно живущего мицелия или отсутствия растения-хозяина (Селиванов, 1981; Переведенцева, Степанова, 1979). По-видимому, это явление распространено гораздо шире, чем предполагается, однако исследований, раскрывающих процессы

углеводного питания грибов на этой стадии развития, пока что не проводили. Высказывается мнение, что снабжение грибов углеводами в период отсутствия симбиотических связей с растением у микоризных грибов осуществляется путем утилизации простых сахаров, высвобождающихся при разложении клетчатки, или вступлением в симбиоз с несвойственными для них партнерами. Вполне возможно, что микоризообразователи (по крайней мере необлигатные) сохраняют какую-то независимость от растений в отношении углеводного питания, получая их из субстрата. Однако существует и целый ряд свойств, подтверждающих, что микоризообразователи не аналогичны сапротрофам. Так, по данным М. Мозера (Moser, 1962), только микоризообразователи образуют индолные соединения, стимулирующие отток углеводов к корням деревьев. Некоторые подстилочные сапротрофы если и образуют подобные соединения, то в неизмеримо меньшем количестве. Микоризообразователи почти не обладают антибиотическими свойствами, но образуют ростовые вещества типа ауксинов. Облигатные симбиотрофы не способны развиваться на целлюлозе без добавления легко доступных источников углерода, т.е. не участвуют в противоположность сапротрофам в ее деструкции. У большинства микоризообразователей отсутствуют в ферментативном наборе гидролитические ферменты, в частности не синтезируется лакказы, необходимая при окислении лигнина. Конечный продукт белкового обмена — мочевина у облигатных микоризообразователей либо совсем не образуется, либо ее количество не превышает 0,33% (от сухого веса). У дереворазрушающих и подстилочных сапротрофов содержание мочевины колеблется в пределах 0,33—7,5% (Tyler et al., 1965). Микоризообразователи обладают более полноценным, чем сапротрофы, аминокислотным составом (Шиврина и др., 1969).

Интенсивность развития микоризы в естественных условиях прежде всего зависит от содержания в почве доступных для растений форм азота, фосфора, калия и интенсивности освещения. Максимальное ее развитие наблюдается при низких показателях концентрации или недостатке одного из названных элементов минерального питания и освещенности не ниже 12% от открытого места (Харли, 1963). В подобных условиях начинается процесс усиленной ассимиляции углеводов, притекающих к корням деревьев, что и стимулирует микоризообразование. Все это легло в основу углеводной теории образования микоризы, предложенной Е. Бьеркманом (Björkman, 1944) и подтвержденной Е. Мелиным (Melin, 1959).

Итак, микоризообразующие грибы образуют специализированную экологическую группу макромикетов. Специфика ее заключается в симбиотических взаимоотношениях с высшими растениями, в отсутствии ферментов, осуществляющих разложение целлюлозы и лигнина, и энергетической зависимости гриба от симбионта.

САПРОТРОФНЫЕ МАКРОМИЦЕТЫ

Сапротрофные грибы объединяют макромицеты, использующие в качестве источника пищи и осуществляющие все процессы жизнедеятельности за счет мертвого органического вещества. Они специализированы на разложении особо стойких лигно-целлюлозных соединений. В процессе эволюции у них сформировался специфический набор ферментов, определивший разделение грибов на ряд экологических групп, основными из которых (выделяемыми всеми микологами, проводящими свои исследования в природных условиях) являются подстилочные и гумусовые сапротрофы, ксилотрофы, копро-, карбо-, брио- и микотрофы. Сапротрофы благодаря наличию разветвленной сети гифов обладают уникальной способностью максимального контакта с субстратом, значительно повышающей эффективность метаболических процессов, происходящих в мицелии. Обладая высокой активностью метаболизма, биохимической мобильностью и способностью быстро реагировать на действие неблагоприятных факторов среды переходом к анабиозу, сапротрофы могут осваивать чрезвычайно различные по условиям местообитания экологические ниши. Решающую роль в формировании экологических групп сапротрофных грибов играют биохимические адаптации.

Скорость деструкции мертвого органического вещества, аккумулируемого в опаде и подстилке, а в связи с этим и интенсивность биологического круговорота веществ в лесных сообществах во многом зависят от биологической активности сапротрофных грибов, выделяющих в субстрат ряд экзоферментов, например целлюлазы, оксидазы, органические кислоты и физиологически активные вещества. Энергия процессов минерализации растительных остатков определяется количеством в них легкорастворимых органических веществ и лимитируется в дальнейшем содержанием оснований и соотношением азота и углерода. Принято считать, что соотношение C:N, равное 8:1—10:1, наиболее благоприятно для развития макромицетов (Шиврина и др., 1969). При уменьшении отношений C:N скорость деструкции органических веществ резко падает и продукты неполного разложения целлюлозы, и в особенности лигнина, в течение продолжительного времени оказываются законсервированными (Kendrick, 1959).

НАПОЧВЕННЫЕ САПРОТРОФЫ

Поскольку лесная подстилка разлагается в течение длительного времени, она стратифицирована на ряд слоев различной степени деструкции, различающихся между собой биохимически и экологически. Верхний слой L, состоящий из полностью сохранивших структуру растительных остатков, характеризуется наи-

большей вариабельностью биохимического состава, максимальной амплитудой показателей гидротермического режима, значительно ограничивающими потенциальные возможности сапротрофных грибов утилизировать органические вещества. Основу растительных остатков в этом слое составляют гемицеллюлоза, целлюлоза и лигнин, на долю последнего приходится от 20 до 35% (Частухин, Николаевская, 1969). Содержание указанных органических веществ, а также воднорастворимых и зольных соединений, азота и углерода, таннинов, жиров, воскоsmол в свежем опаде значительно варьирует (Шумаков, 1941; Рунов, Соколов, 1958; Соколов, Иваницкая, 1971). В соответствии с этим опад и верхние слои подстилки активно заселяются бактериями, дрожжами и грибами, разрушающими простые сахара, пектин и белковый азот.

Последовательность сукцессионного развития организмов на начальных этапах разложения опада протекает по следующей схеме: вначале развиваются быстрорастущие бактерии (в основном неспороносные) и грибы из *Phycomycetes*, которые утилизируют воднорастворимые органические соединения, за ними следуют представители *Ascomycetes* и несовершенные грибы, потребляющие крахмал, их сменяют базидиальные, в основном макромицетные сапротрофы, разлагающие лигнин и целлюлозу (Частухин, Николаевская, 1969). Среди сапротрофных макромицетов, по нашим наблюдениям (Бурова, 1971а, 1976а, 1979б), выявляется четкая специализация не только по фракциям опада (листья, хвоя, мелкие опавшие ветки, шишки), но и по видовой принадлежности растений, резко различающихся по химизму и структуре (прочности) тканей. Это позволило выделить ряд специфических групп макромицетов на опаде. *Marasmius bulliardii*, *Micromphale perforans* развиваются на хвое ели и мелких ветвях диаметром до 0,5 см, причем первый приурочен в основном к хвое, а второй — к ветвям. Поскольку скорость разложения хвои выше, чем ветвей, указанные виды разделяются и фенологически. *M. bulliardii* появляется с июня и продолжает свое развитие до конца вегетационного периода, *M. perforans* в массе встречается в августе и заканчивает плодоношение тоже к концу октября (в Подмосковье). На листьях и ветвях широколиственных пород (липа, дуб) отмечены другие виды рода *Marasmius* — *M. rotula*, *M. dryophilus*; на листьях березы — *Muscena debilis*, *M. muscor*. Такую же узкую специализацию макромицетов к опадy различных видов деревьев, а также структурным элементам субстрата отмечают Л.Н. Васильева и М.М. Назарова (1967). По их наблюдениям, в лесах Приморья на опавших листьях вяза поселяется *Marasmius capillipes*; на почечных чешуйках граба — *Helotium* sp.; на хвое кедра — *Collybia impudica*; на хвое пихты — *Marasmius androsaceus* и *Crinipellus piceae*; на тонких ветках граба — *Microporus luteus*. Среди группы сапротро-

фов на опаде выделяются грибы, развивающиеся на отмерших частях трав. К ним принадлежат в лесах Подмоскovie виды рода *Tubaria* — *T. crobula*, *T. autochtona*, *T. furfuracea*, *T. pellucida*, заселяющие прошлогодние листья (очес *Carex pilosa*), в Приморье — *Marasmius gramineum* на *Agrophyon repens*; *Crinipellus stipitaria*, *Deconica inquilina* на различных злаках; *Mycena Lohwagii*, *M. dryopheriphila* на ваях папортников, причем первый на — *Athyrium filix femina*, а второй на — *Dryoptheris crassizhizowa* (Васильева, 1973).

Все сапротрофы, развивающиеся на опаде, отличаются свойствами эфемерности и образуют плодовые тела через несколько дней после выпадения осадков при достижении относительной влажности приземного слоя воздуха не ниже 60%, являющейся порогом толерантности для существования карпофоров, но, по-видимому, не для мицелия по принципу Кребса. Спорадическое и массовое появление плодовых тел сапротрофов на опаде — наглядное и очень четкое подтверждение правила Ловага, поскольку именно опад подвержен в наибольшей степени контрастам гидротермического режима.

Самый верхний слой подстилки (L), как и опад, по своему положению в системе слоев подстилки значительно варьирует по химизму вследствие периодичности поступления новых порций опада. Высокое содержание легкодоступных питательных веществ, которое является результатом вымывания и выщелачивания опада дождевыми и тальными водами, вызывает высокую активность поселяющихся здесь в массе темноцветных гиомицетов и некоторых несовершенных грибов семейства *Dematiaceae*. Основными представителями макромицетов слоя L являются виды рода *Mycena* — *M. chlorinella*, *M. rubromarginata*, *M. sanguinolenta*, *M. vulgaris*, фенологически сменяющие друг друга. Сезонная смена указанных видов происходит по типу сукцессий, вызываемых биохимическим преобразованием субстрата от весны к осени.

В нижележащем слое подстилки, называемом ферментативным (F), происходит интенсивное разложение целлюлозы и лигнина. Базидиальные макромицеты, участвующие в этом процессе, делятся на две группы по принципу вызываемых ими разрушений органических веществ. К первой относятся виды, обладающие способностью разлагать целлюлозу и лигнин, так как основными ферментными реакциями у них являются гидролиз и окисление. Грибы второй группы разрушают только целлюлозу при помощи набора ферментов, осуществляющих гидролиз. Скорость ферментативных процессов определяется воздействием многих факторов, основными из которых являются кислотность среды, температура, возраст мицелия, биохимический состав субстрата. Способностью гидролизовать углеводную часть подстилки — целлюлозу, состав-

ляющую одну треть ее массы, обладают грибы обеих групп, однако представители первой группы гораздо медленнее расщепляют полимерные углеводы из-за одновременного разрушения ими лигнина. Внеклеточный фермент—целлюлаза, ответственный за расщепление углеводов, более активна у грибов, специализированных на деструкции "неактивной" фракции подстилки (погребенная древесина, шишки, кора). У грибов, разлагающих хвою и листья, она носит адаптивный характер, о чем свидетельствует возрастание ее активности на средах с целлюлозой (Шиврина и др., 1969).

В разрушении лигнина, имеющего чрезвычайно сложный химический состав, принимают участие те грибы, которые обладают комплексом ферментов — трансфераз. Исследованиями многих авторов (Law, 1959; Lyr, 1958; Trojanowski et al., 1966) было показано, что только грибы, способные разрушать лигнин, обладали окислительными ферментами лакказой и пероксидазой. Судя по химической природе лигнина, представляется маловероятным, что только указанные ферменты ответственны за разложение высокополимерного соединения, химическая природа которого до сих пор до конца не установлена. По-видимому, следует предположить, что в деструкции лигнина принимает участие комплекс ферментов, большинство которых еще не изучено. Наличие фенолоксидаз и полифенолоксидазы отмечено у активных разрушителей подстилки из рода *Mycena* — *M. crocata*, *M. galericulata*, *M. strobilicola*, *M. haematopoda*, *M. polygramma*, *M. rosea*, *M. tintinabulum*, *M. citricolor* (Дроздова и др., 1982; Мезенцева, 1982).

Ферментативный слой подстилки более однороден экологически, так как гидротермические условия здесь менее контрастны, чем в слое L. Поэтому такого видового разнообразия макромицетов, которое отмечено в опаде и в верхнем слое, не наблюдается. Более или менее однородный биохимически субстрат утилизируется относительно небольшим набором видов, но четко фенологически сменяющих друг друга. Особо стоит группа грибов, связанных в своем развитии с элементами "неактивной" фракции подстилки, погребенными в ферментативном слое. Находясь в подстилке, они практически относятся к дереворазрушающим грибам с набором специфических ферментов, разлагающих, по-видимому, и целлюлозу, и лигнин. В силу особенностей субстрата, в частности способности сохранять в течение длительного времени постоянную влажность, грибы этой группы более независимы от погодных явлений и потому фенологически растянуты на весь вегетационный период. К ним относятся виды, обитавшие на шишках, — *Auriscalpium vulgare*, *Strobilurus esculentus* *Lycoperdon echinatum*, *Galerina myosotis*.

Гумусовый слой наиболее однороден по механическому составу. В нем бесструктурное аморфное органическое вещество тесно связано с минеральной частью почвы. Основная черта гумусного

подгоризонта подстилки — минимальная экологическая и биохимическая вариабельность по сравнению со слоями L и F. Гуминоподобные соединения представляют собой продукт окислительной конденсации, высвобожденный при гидролизе лигнина органических соединений. Лигнинные мономеры под влиянием фенолоксидаз гриба соединяются с продуктами разложения мицелия и углеводами, образуя гуминоподобные комплексы, близкие по своему строению к истинным гуминовым кислотам (Шиврина и др., 1969; Александрова, 1980).

Макромицеты, мицелий которых расположен в гумусовом слое, отличаются постоянством видового состава и относительной независимостью от погодных условий сезона. Представители этой группы относятся к родам *Inocybe*, *Agaricus*, *Clitocybe*, *Lepiota*, *Melanoleuca*. Как и сапротрофы предыдущих экологических групп, гумусовые макромицеты обладают специфическим набором ферментов, позволяющим расщеплять самые сложные и трудноразлагаемые органические соединения гумуса. Исследования Курсанова (1940) показали наличие у шампиньонов активно действующих фосфатаз, в особенности глицерофосфатазы. Активность этих ферментов у шампиньонов оказалась в 2,5 раза выше, чем у зеленых растений. В плодовых телах *Agaricus campestris* найдены и некоторые оксидазы, пока что мало изученные (Шиврина и др., 1969).

ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИЕ САПРОТРОФЫ (КСИЛОТРОФЫ)

Из сапротрофов наиболее изучены ксилотрофные или дереворазрушающие макромицеты. Исследованы подробно сукцессионные процессы при разложении древесины, взаимоотношения различных видов и групп деструкторов, механизм биохимических связей между субстратом и разлагающими его организмами, их экология и биология (Никитин, 1951; Рипачек, 1967; Частухин, Николаевская, 1969; Степанова, Мухин, 1979). В древесине и скелетной части кроны деревьев заключено около 95% мертвого органического вещества, состоящего в основном из гемицеллюлозы, целлюлозы и лигнина. Детальность исследований организмов, и в частности грибов, разлагающих древесину, определяется прежде всего практическим значением, так как большинство ксилотрофов причиняют огромный ущерб, разрушая постройки, уменьшая выход деловой древесины (в некоторых случаях на 20–40%), в качестве патогенов порой уничтожают целые массивы лесов.

Разложение древесины в природе проходит по типу этапности, определяемой экологической и биохимической природой сукцессионных преобразований субстрата. Ослабленные деревья заселяются облигатными или факультативными патогенными грибами. Последние при полном отмирании дерева ведут себя как ксило-

трофы, обладая широким набором ферментов адаптивного характера. Первая стадия разложения отмершей древесины осуществляется сумчатыми и несовершенными грибами. Они утилизируют наиболее доступные вещества древесины, в частности содержимое паренхимных клеток и в незначительной степени целлюлозу и лигнин. Активность их как деструкторов оценивается И.А. Петренко (1973) в 2,5–4,5%. Функция несовершенных грибов заключается в разрушении главным образом сердцевинных лучей древесины, не влияя при этом на механическую прочность клеточных стенок, а также в том, что они подготавливают субстрат к заселению активными деструкторами — базидиальными грибами. Вторую стадию разложения древесины осуществляют в большинстве случаев трутовые грибы, которые подразделяются на две большие группы: грибы, разрушающие только углеводный комплекс древесины и не способные осваивать лигнин (деструктивная гниль); грибы, использующие как клетчатку, так и лигнин (коррозионная гниль). Группировки трутовых грибов на второй стадии разложения древесины сопровождаются комплексом микроорганизмов (сумчатые и несовершенные грибы, бактерии), существующих за счет продуктов жизнедеятельности первых.

Дереворазрушающие грибы обладают в наивысшей степени развитым ферментативным аппаратом. Так, например, только у *Polyporus abietinus* найдено 19 ферментов (Шиврина и др., 1969). Основными ферментами трутовых грибов являются целлюлаза, разрушающая клетчатку древесины через ряд промежуточных продуктов до глюкозы и носящая адаптивный характер; пектиназа, амилаза, ксилоназа — гидролитические ферменты, участвующие в разложении углеводов; комплекс окислительных ферментов — полифенолоксидаз, ответственных за расщепление лигнина (Луг, 1958). Активность дереворазрушающих грибов, осуществляющих вторую стадию разложения древесины, настолько высока, что в чистых культурах за 180–310 суток они практически полностью разлагают субстрат. По данным В.А. Мухина (1977), *Coriolus zonatus*, *C. versicolor*, *Russporus cinabarinus* за указанный период разрушают 91,8–98,9% веществ заболонной древесины березы, кроме того, лигнинразрушающие базидиальные грибы способны без участия других организмов разлагать древесину, а целлюлозоразрушающие — только в комплексе с первыми.

Третья фаза деструкции древесины, по схеме В.Я. Частухина (Частухин, Николаевская, 1969), самая продолжительная (десяtkи лет), осуществляется подстилочными сапротрофами. Они гумифицируют органическое вещество древесины и ферментативно специализированы на разложении самых прочных тканей. Об их участии в распаде отдельных, особо устойчивых к разрушению фракций субстрата говорилось выше.

Скорость разложения древесины в природе во многом определяется биохимической природой субстрата и его положением в структуре лесных сообществ. Различного состава и количества фунгитоксичные соединения, синтезируемые древесными породами, значительно усложняют процесс заселения древесины ксилотрофами. Важное значение для деструкции древесины в естественных условиях имеют диаметр деревьев, гидротермические условия местообитания, пространственное положение и др.

В зависимости от этих факторов время полной редукции древесины колеблется от 5—7 лет до 100 и более (Степанова, Мухин, 1979). По данным тех же авторов, древесина в состоянии сухостоя разлагается в четыре раза медленнее, чем валежная при равных условиях влажности субстрата и температуры среды.

Таким образом, подстилочные и дереворазрушающие сапротрофные макромицеты являются самыми активными деструкторами мертвого органического вещества в силу широкого набора ферментов, специализированных на разложении лигно-целлюлозного комплекса. Их узкая ферментативная специфичность и приуроченность к отдельным фракциям субстрата, определяющие сукцессионную природу разрушаемого ими органического вещества, обеспечивают чрезвычайное видовое разнообразие группировок макромицетов. Пространственное и временное разделение сапротрофов различных экологических и трофических групп рассчитано на вовлечение в биологический круговорот максимального количества органики, заключенной в опаде, подстилке и древесине.

ДРУГИЕ ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ

Представители описанных выше экологических групп макромицетов составляют, как правило, 90—95% видов от всех, найденных в конкретном типе леса, регионе, административном районе и т.д. грибов. Остальные 5—10% приходятся на сапротрофы пяти специализированных трофически и экологически групп: карботрофы, копротрофы, брио- и сфагнотрофы, микотрофы. Формирование этих групп можно рассматривать как результат биохимических адаптаций и ухода от конкуренции со стороны других макромицетов в недоступные для последних условия местообитания. Экология и биология макромицетов, относящихся к указанным сапротрофам, изучены крайне слабо. Почти не исследован ферментативный аппарат этих грибов, по-видимому, столь же специфичный, как и макромицетов других экологических групп. Отмечены лишь четкая приуроченность грибов к субстрату и полное отсутствие на несвойственных для них видах органических веществ. Все группы отличаются как чрезвычайно бедным видовым составом, так и небольшой численностью.

Карботрофы поселяются на старых кострищах, пожарищах обычно после колонизации их аскомицетами, главным образом представителями родов *Piziza*, *Aleuria*. После них или одновременно появляются базидиальные макромицеты *Pholiota carbonaria*, *Tephrocycbe atrata*, *Coprinus angulatus*, *Fayodia maura*. Субстрат, на котором развиваются карботрофы, представляет собой смесь минеральных частиц почвы с обуглившимися остатками древесины. Последние являются для грибов трофически богатой питательной средой, поскольку содержат чистый углерод с небольшой примесью (2–3%) полимерных углеводов, скорее всего, типа лигнина. Кроме того, можно предположить, что уголь как прекрасный сорбент поглощает в большом количестве продукты жизнедеятельности термофильных грибов и микроорганизмов, осуществляющих первичные этапы сукцессионного преобразования субстрата, т.е. уголь, возможно, обогащается аминокислотами и гуминовыми кислотами, высвобождающимися при деструкции потребляемого указанными организмами материала, некоторыми минеральными и органическими веществами, поступающими с атмосферными осадками, проходящими сквозь кроны деревьев. Таким образом, карботрофы — специфическая группа макромицетов, функционально направленная на подготовку субстрата для дальнейшего его заселения высшими растениями. Экологическая валентность карботрофов чрезвычайно широка.

Копротрофные грибы утилизируют органические вещества, находящиеся в экскрементах животных. Для них этот субстрат является единственным источником питания и потому определяет распространение копротрофных грибов в природе. Деструкция экскрементов происходит по типу сукцессий, в которых на первом этапе преобладают представители семейств *Mucogaseae*, *Gymnoasceae*. Их сменяют макромицеты из родов *Coprinus*, *Panaeolus*, *Stropharia*, *Conocybe*, *Volbitius*, *Agrocybe*. В процессе эволюции у копротрофных грибов выработались ряд адаптивных признаков, таких, как термофильность спор, стойкость к воздействию ферментов пищеварительной системы животных, способы распространения спор. Ферментативный аппарат грибов этой группы характеризуется широким набором (Билай, 1979), в котором присутствуют комплексы гидролитических и окислительных ферментов. Экологически субстрат копротрофных грибов имеет ряд особенностей, связанных с биохимической спецификой органического материала и с гидротермическим режимом (резкие колебания влажности, постоянно повышенная температура, характерная для компостов). Биохимическая неоднородность и богатство группировок копротрофов — гораздо более выраженное, чем у карботрофов. Многочисленны грибы на экскрементах травоядных животных, причем набор видов почти не зависит от систематического ранга последних.

Микотрофные макромицеты относятся к группе сапротрофных микофилов, развивающихся на мумифицированных плодовых телах агариковых грибов, в основном из родов *Russula*, *Lactarius*. Они специализированы на разложении органических веществ, заключенных в карпофорах макромицетов, и завершают последний этап их сукцессионной деструкции. Большинство микофилов, насчитывающих около полутора тысяч видов, относится к микопаразитам и обнаруживает узкую субстратную или хозяйственную специфичность. Трофическая приуроченность микотрофных макромицетов определяет их экологию и распространение в природе. Ферментативный аппарат микотрофов должен быть рассчитан на утилизацию углеводов и белков, составляющих основное содержание плодовых тел агариковых грибов. Видовой состав микотрофов отличается однообразием (*Collybia cirrhata*, *C. cookei*, *C. tuberosa*, *Asterophora lycoperdoides*) и отсутствием приуроченности к определенным местообитаниям (Мелик-Хачатрян, 1980).

Бриотрофные макромицеты — специализированная экологическая группа грибов, участвующая в разложении отмерших частей зеленых и сфагновых мхов. Гидрофильность и биохимическая специализация определяет их экологию и распространение в природе. К сожалению, ферментативный аппарат грибов этой группы практически не изучен. Большим таксономическим разнообразием обладают группировки бриотрофов, приуроченных к сфагновым мхам, и представлены видами из родов *Dermocybe*, *Hygrocycbe*, *Collybia*, *Omphalina*, *Hypholoma*, *Galerina* и др. Среди зеленых мхов распространены *Gerronema fibula*, *Galerina hyphogum*, *Cantharellula umbonata*, *Omphalina schwartzii*. Бриотрофы, как и предыдущие экологические группы макромицетов, определяются в своем распространении трофической приуроченностью и более или менее независимы от остальных экологических факторов.

Таким образом, макромицеты разделяются на ряд экологических групп, специализированных на деструкции биохимически разнородного органического вещества. Изученность групп неравноценна и, кроме того, большая часть исследований проводится до сих пор в лабораторных условиях. Полученные при этом результаты вряд ли можно экстраполировать на природные условия, где процессы жизнедеятельности грибов проходят в различного рода взаимоотношениях с другими организмами, стимулирующими либо ингибирующими эти процессы. Однако, учитывая данные экспериментов, поставленных в искусственных условиях, можно предположить, что экологическая амплитуда и физиологические возможности грибов гораздо шире реализуются в природе. Поэтому в настоящее время совершенно необходимо расширить исследования по изучению экологии различных групп макромицетов в естественных условиях.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГРУППИРОВОК МАКРОМИЦЕТОВ В ГЕОГРАФИЧЕСКОМ АСПЕКТЕ

Микологические исследования с целью выявления видового состава и распределения макромицетов в различных растительных сообществах проведены в настоящее время во всех природных зонах европейской части СССР и частично в Сибири и на Дальнем Востоке. Однако эти исследования чрезвычайно неоднородны, о чем можно судить хотя бы по количеству зарегистрированных в отдельных регионах видов грибов. В табл. 2 представлены данные о состоянии микоценологической изученности территории нашей страны. Неудовлетворительно на уровне ограниченных районов изучены Север и Центр европейской части СССР, республики Средней Азии, Западная и Восточная Сибирь. Совершенно не изучены в микологическом отношении Арктика и Крайний Север азиатской части страны.

Все исследования проведены в естественных или искусственных равнинных или горных лесных сообществах, и лишь небольшая часть их относится к безлесным районам. Однако вряд ли можно связывать показатели лесистости и количество зарегистрированных в отдельных регионах макромицетов, скорее можно найти некоторую зависимость между количеством видов и продолжительностью микологических исследований, а также числом микологов, проводящих работы в отдельных районах, областях, республиках СССР. Так, в лесах Эстонии, занимающих 28,6% от ее территории (Цепляев, 1961), выявлено 736 видов макромицетов (Каламэзс, 1975), а в Карелии и Мурманской области, где представлены практически все те же формации, а леса занимают около 50% территории, найдено 499 видов (Шубин, Крутов, 1979). В лесах Якутии зарегистрирован 241 вид, а только в южной части Красноярского края с тем же процентом лесистости — 769 видов макромицетов (табл. 2). В Приморском крае многолетние стационарные исследования одного ограниченного региона (Южный Сихотэ-Алинь) выявляют 75% видового состава края, а те же исследования в лесах Подмосковья — менее 50%.

Безусловно, видовой состав и возраст древостоя, лесистость и географическое положение района влияют на количество видов произрастающих там грибов, но на современном уровне микологических исследований количество выявленных макромицетов является результатом их детальности и продолжительности.

Анализ данных, приведенных в табл. 2, показывает, что трофи-

Т а б л и ц а 2

Географическое распределение трофических групп макромицетов в лесных сообществах

Район исследований	Лесистость, географическая, %	Число видов	Трофические группы грибов, %					Автор
			симбиотрофы	ксило-трофы	сапротрофы		прочие	
					подстилочные	гумусные		
Таймырский полуостров	1	46	78,5		16,5		5	Степанова, 1977
Хиби́нский горный массив	33,6	513	35	13,5	19	24,4	8,1	Михайловский, 1975
Мурманская область и Карелия	48,5	499	34	27	17	12	10	Шубин, Крутов, 1979
Острова Кандалакшского заповедника	33,6	237	40	20	16	21	3	Пыстина и др., 1969
Эстонская ССР	28,6	736	39	16	25	13	7	Каламээс, 1975
Белорусская ССР	31,6	506	38	17	25	15	5	Сержанина, 1962
Подмосковье	37,2	299	38	13	30	16	3	Бурова, 1971а
Центральное Прикамье	52,7	362	44,5	19,3	24,1	8	4,1	Переведенцева, 1980
Украинская ССР	12,2	104	39,5	18,5	35,5		3,5	Вассер, Солдатова, 1977
Полтавская область (долина р. Ворскла)	21,5	484						Ганжа, 1962
Белгородская область	7,6	530	31	13,6	11,3	37	7,1	Беденко, 1979
Молдавская ССР	6,5	284	45	20	10	23	2	Маник, 1982
Северный Кавказ	9,2	308	48	20	10	20	2	Коваленко, 1980б
Грузинская ССР	32,4	566	32	22	24	16	6	Нахуцришвили, 1975
Армянская ССР	10,4	392	31	22	24	16	7	Мелик-Хачатрян, 1971
Азербайджанская ССР (Ленкорань)	11,8	294	11	22	20	43	4	Садыхов, 1968
Казахская ССР	6,7	188	41	15	30		14	Самгина, 1981
Киргизская ССР	4,9	260	20	20	18	40	2	Эльчибаев, 1968
Туркменская ССР (Копет-Даг)	1,6	165	2,3	4,4	1,7	66,7	24,9	Батырова, 1977
Томская область	58,1	400	29	31	25	7	8	Перова, 1973
Красноярский Край (южная часть)	72,1	769	18	21,3	27,4	26	7,3	Беглянова, 1975
Иркутская область (северо-восточное побережье оз. Байкал)	61,5	337	39	12,4	25,6	13,4	9,6	Нездойминого, 1970
Юго-западное побережье оз. Байкал	52,4	439	41,6	21,7	15,1	16,7	4,9	Петров, 1983
Якутия	73,0	241	40	32	16,6	8	3,4	Петренко, 1978
Приморский край	65,4	802	37	24	18	17	4	Васильева, 1973
Южное Приморье	50,7	695	22	40	22	13	3	Назарова, 1968
Южный Сихотэ-Алинь	52,3	595	26	41	19	11	3	Булах, 1977а

ческая структура группировок макромицетов в лесных сообществах исследованных районов довольно однообразна. Везде на первом месте стоят сапротрофы, на втором — симбиотрофы, за исключением Таймырской тундры, где симбиотрофы составляют 78,5% от всего количества зарегистрированных видов (Степанова, 1977). Учитывая наличие вечной мерзлоты, а вследствие этого заболоченность и низкую аэрацию болотноглеевых почв, крайне неблагоприятные для растений гидротермические условия обитания и широко развитую у кустарниковых форм ив и берез поверхностную корневую систему, можно предположить почти полную микотрофность тундровых растений, обеспечивающуюся грибами эктотрофной микоризы. Поэтому приведенные И.В. Степановой цифры вполне могут отражать действительную картину, однако есть и другие сведения, прямо противоположные приведенным выше, доказывающие, что эктотрофная микориза у полярных ив и карликовой березы отсутствует, в то время как Б.П. Васильков (1955) отмечает четкую приуроченность плодовых тел представителей рода *Leccinum* к карликовой березе.

Эти противоречия, отмеченные не только в тундрах, но и в других природных зонах, возникают потому, что о принадлежности гриба к той или иной трофической группе при натурных микологических исследованиях судят по наличию плодовых тел, находящихся в непосредственной близости от определенной древесной породы. Указанный метод, безусловно, не может претендовать на объективность, однако исследованиями Н.Ф. Чумак (1981) показана достоверная коррелятивная связь между количеством микоризных корней (у сосны) и обилием видов и плодовых тел симбиотрофов, а также выяснено, что морфолого-анатомическое строение микориз облигатных симбиотрофов, вступающих в симбиоз с различными древесными породами (сосной, березой, елью) в различных почвенно-грунтовых условиях и генетических горизонтах почв, отличается большим постоянством. Таким образом, в отношении микоризообразователей тундр можно ограничиться только предположением, что облигатные для других зон симбиотрофы обладают здесь либо способностью к сапротрофному образу жизни, либо образуют не типичные для них формы микоризы, либо сочетают на различных стадиях жизнедеятельности сапротрофный и симбиотрофный тип питания. В таком случае они должны обладать чрезвычайно богатым набором ферментов, отличающих их от других видов симбиотрофов, и вследствие этого широкой экологической валентностью. Анализируя список симбиотрофов для Таймырских тундр (Степанова, 1977), можно убедиться, что почти все они — убиквисты.

При переходе от зоны тундры к лесотундре общее количество видов и соответственно симбиотрофов резко возрастает. Сведе-

ний о макромикетах лесотундр, как и тундр, чрезвычайно мало. По данным Л.В. Михайловского (1975), в лесотундрах Кольского полуострова (Хибинский горный массив) видовой состав симбиотрофов составлен грибами, приуроченными, с одной стороны, к *Betula nana*, с другой — к березовым лесам. Специфика видового состава не выражена, так же как и в других горных поясах, однако здесь наблюдается интересная особенность симбиотрофов, связанных с древесными породами, находящимися на пределах своего ареала, в крайне пессимальных условиях: грибы теряют облигатность связей с определенной породой. Верные спутники сосны, сопровождающие ее на всей территории распространения, встречаются здесь и без нее, т.е. ареалы грибов шире таковых у симбионтов. Набор видов для различных пород, растущих на каменистых и щебнистых маломощных почвах, оказывается однообразным. Грибы, образующие микоризу южнее только с определенной породой, например с сосной, пихтой, кедром, приурочены здесь к ели. Ряд характерных для дубрав симбиотрофов вступают во взаимоотношения с березой. Таким образом, в крайне неблагоприятных для деревьев условиях облигатность симбиотических связей ослабляется вплоть до полного исчезновения и набор видов, образующих микоризу с различными древесными породами, становится универсальным. Широкая экологическая валентность многих симбиотрофов проявляется в данном случае наиболее ярко и выражается в неразборчивости к симбионтам. Последние, находясь в экстремальных условиях, теряют жесткость связей с определенными, верными для них грибами, вступая в симбиоз с теми, которые в силу экологических особенностей могут обитать в данных условиях.

При продвижении от лесотундры к тайге и далее к зоне хвойно-широколиственных лесов количество симбиотрофов резко увеличивается, достигая максимума в смешанных лесах. В этом же направлении изменяются почвенно-грунтовые и гидротермические условия обитания для растений, становясь все более оптимальными, растет видовое разнообразие деревьев и кустарников — потенциальных симбионтов макромикетов. Увеличение количества видов микоризообразователей сопровождается чрезвычайной выраженностью облигатных связей в отношении симбионта, верностью определенной породе, упорядоченным размещением плодовых тел, уменьшением численности каждого вида и быстрой фенологической сменой доминантов. Здесь особенно ярко проявляются конкурентные взаимоотношения между видами одного трофического уровня.

Микологических данных для зоны широколиственных лесов недостаточно, чтобы провести объективный анализ распределения симбиотрофов, но по имеющимся сведениям количество их мень-

шее, чем в хвойно-широколиственных лесах. Дальнейший спад числа видов микоризообразователей наблюдается в лесостепях и степных искусственных лесных насаждениях, где это явление сопровождается увеличением численности экологически широко-валентных видов и отсутствием специфичности видового состава в лесных сообществах, образованных различными древесными породами, но находящиеся в одинаковых экстремальных почвенно-грунтовых и гидротермических условиях обитания. Еще более ярко особенности распределения симбиотрофов проявляются в лесных полезащитных полосах полупустыни (Бурова, Нездойминого, 1982).

В лесах Молдавии, и особенно Кавказа и Средней Азии, с их высотной поясностью прослеживаются все те закономерности, которые наблюдаются в зональных равнинных лесных сообществах европейской части СССР, т.е. количество видов симбиотрофов увеличивается в зависимости от количества древесных пород и условий обитания для них, верность видов или облигатность симбиотических взаимоотношений с определенной породой нарастает в сторону экстремальных пределов произрастания симбионтов. Ярким примером этого служат данные о макромицетах Копетдага, где симбиотрофы составляют всего 6% от общего количества видов.

Большую часть территории Сибири и Дальнего Востока занимают леса, в которых процент симбиотрофов при равном с лесами европейской части СССР количестве видов несколько снижается за счет увеличения числа видов, относящихся к другим трофическим группам. Наличие разновозрастных лесных сообществ, находящихся в самых различных по почвенно-грунтовым условиям местообитаниях, полидоминантность лесов Дальнего Востока с широким набором древесных пород и кустарников, благоприятная гидротермическая обстановка — все это вызывает чрезвычайное видовое разнообразие симбиотрофов.

Сапротрофы включают три основные трофические группы грибов — ксилотрофы, подстилочные и гумусовые макромицеты, составляющие в отдельных регионах до 70% от общего количества видов. На долю остальных приходится от 2 до 14%.

Дереворазрушающие грибы в своем распространении связаны с количеством и качественным составом субстрата. Их видовой состав и обилие являются индикатором возраста, лесорастительных свойств и состояния древостоя, интенсивности антропогенных или стихийных (пожары) вмешательств. На фоне меньшего, чем у симбиотрофов, видового разнообразия возрастает число видов с более или менее повсеместным распространением, обладающих широкой экологической валентностью. В равнинных и горных лесах европейской части СССР, издавна подвергавшихся интенсивной хо-

зайистойвенной деятельности, ксилотрофы составляют обычно около 20% от общего количества видов, причем на границах распространения лесов видовое разнообразие ксилотрофов резко снижается и сопровождается нарушением обязательной приуроченности к определенному виду субстрата, т.е. сменой либо качества субстрата, либо его состояния. В лесах с оптимальными почвенно-грунтовыми и гидротермическими условиями (хвойно-широколиственные) количество дереворазрушающих грибов максимально. В типологических рядах лесов (ельники, сосняки, дубравы и т.п.) наблюдается то же явление — нарастание видового разнообразия ксилотрофов от пессимальных условий к оптимальным.

Леса Сибири и Дальнего Востока в сравнении с европейскими характеризуются резким подъемом числа дереворазрушающих грибов вследствие доминирования приспевающих, спелых и перестойных сообществ и наличия огромных пространств, подверженных в различное время пожарам. На Дальнем Востоке к этим факторам прибавляются благоприятные гидротермические условия приморского климата, в частности стабильно высокая относительная влажность воздуха и отсутствие резких перепадов температуры. В связи с этим здесь наблюдается максимальное видовое разнообразие ксилотрофов и соответственно самый высокий процент этих грибов в трофической структуре группировок макромицетов (Назарова, 1968; Булах, 1977а).

Одна из самых многовидовых, пока еще недостаточно изученных и специфичных для определенного района группа грибов — подстилочные сапротрофы. Эфемерность существования и размеры плодовых тел в сравнении, например, с представителями симбио- и особенно ксилотрофов, быстрая фенологическая смена видов не позволяют без многолетних стационарных исследований ни с достаточной полнотой изучить видовой состав грибов, ни понять закономерностей в их распределении. Как и для ксилотрофов, ведущим фактором для подстилающих сапротрофов является качественный (биохимический, фракционный) состав субстрата и его запасы. Но если эти параметры для ксилотрофов ограничены относительно небольшими вариациями (около 300 видов произрастающих на территории СССР деревьев и кустарников, 5—6 градаций состояния субстрата), то для подстилочных сапротрофов число вариаций субстрата во много раз выше. Даже в пределах элементарной ячейки биогеоценоза — парцеллы, фракционный состав и запасы подстилки различаются на уровне рангов типа леса и выше. На бесчисленное сочетание вариантов субстрата накладывается чрезвычайное разнообразие микроклиматических особенностей местообитания, к которым подстилочные сапротрофы очень чувствительны. Поэтому структура группировок подстилочных сапротрофов в сравнении с другими трофическими

группами грибов наиболее сложная. Поскольку запасы субстрата, зависящие от скорости процессов деструкции мертвого органического вещества, подчиняются зональному распространению, постольку и видовое разнообразие подстилочных сапротрофов следует ему.

Минимальное количество видов и численность подстилочных сапротрофов наблюдается в монодоминантных, простых по вертикальной и горизонтальной структуре лиственных лесах; где основная роль в разложении органических веществ принадлежит микроорганизмам и почвенным животным. В хвойных лесах, характеризующихся высоким процентом трудноразлагаемых для других групп редуцентов веществ, количество подстилочных сапротрофов увеличивается. Максимум видового разнообразия, а часто и численности подстилочные сапротрофы достигают в хвойно-широколиственных лесах. Подстилка здесь достаточно стратифицирована и сложна фракционно. Учитывая все вышесказанное, в зонах и поясах хвойно-широколиственных лесов европейской части СССР и Дальнего Востока отмечается самый высокий процент подстилочных сапротрофов (см. табл. 2).

В своем распределении гумусовые сапротрофы подчиняются зональным закономерностям гумусообразования. С севера на юг содержание гумуса в почве, а вместе с этим и количество видов гумусовых сапротрофов нарастает, достигая максимума в лесостепях, степях, степных поясах гор. Микологи к гумусовым сапротрофам относят все виды грибов, мицелий которых расположен как в "грубом", так и в "мягком" гумусе. Типично лесных видов северных лесов с их "грубым" гумусом очень мало, не более 10, с продвижением на юг и появлением в древостое широколиственных пород число их возрастает, оставаясь все-таки значительно меньшим, чем на безлесных территориях. Поэтому целесообразней было бы при микологических исследованиях разделять гумусовые сапротрофы лесных и безлесных пространств, так как это принципиально различные трофические группы или подгруппы грибов. При обследовании территории Джаныбекского стационара Лаборатории лесоведения АН СССР нами было выяснено, что гумусовые сапротрофы очень четко делятся на "лесные", обитающие в лесных полосах, и "степные", растущие в безлесных пространствах. Видовое сходство этих групп полностью отсутствовало (Бурова, Нездоймино, 1980, 1982).

Самый большой процент на гумусовые сапротрофы приходится в степях Копетдага, Ленкорани, Белгородской области, т.е. в районах с преобладанием безлесных территорий. Почти такое же количество их на юге Красноярского края, где довольно большие участки заняты остепненными редколесьями и степями.

Все остальные группы напочвенных сапротрофов малочисленны

и в основном космополитны в силу своей чрезвычайно выраженной специфики видового состава и приуроченности к субстрату. Это карбо-, мико-, гербо-, карпо-, бриотрофы. Одна из наиболее интересных — группа копротрофов. На них приходится от 1 до 9% от общего количества видов, зарегистрированных в конкретных районах исследований. Видовой состав и численность копротрофов являются индикаторами антропогенного воздействия и развития животноводства в регионах, поэтому максимальное их развитие наблюдается в степях Украины, республиках Кавказа и Средней Азии, в некоторых областях Сибири.

Таким образом, из сказанного выше следует, что трофическая структура группировок макромицетов в лесных сообществах довольно однообразна. На первом месте стоят сапротрофы, на втором — симбиотрофы, процент которых колеблется в пределах 30–45%. В северных безлесных районах он увеличивается до 78,5%, а на крайнем юге падает до 2,3%.

Наибольшее видовое разнообразие и максимальная сложность структуры группировок макромицетов наблюдаются в хвойно-лиственных лесах. При продвижении к северу и югу от зоны хвойно-широколиственных лесов лимит тепла и влаги ограничивает разнообразие древесных пород и регулирует состав видов трофически связанных с ними грибов. В этих условиях резко ослабевают связи микоризообразующих грибов с симбионтами, набор видов, образующих микоризу с различными древесными породами, становится универсальным. Деревья, находясь в пессимальных гидротермических и почвенно-грунтовых условиях, теряют облигатность связей с характерными для них грибами, вступая в симбиоз с теми, которые в силу экологических особенностей могут обитать в данных условиях.

Видовое разнообразие высших растений в оптимальных эдафических и гидротермических условиях создает чрезвычайно многообразие условий среды. Это явление сопровождается напряженной внутри- и межвидовой конкуренцией грибов. При этом наряду с видовым обогащением группировок макромицетов усиливается облигатность их связей с симбионтами и субстратом. В таких условиях для симбиотрофов характерно упорядоченное размещение плодовых тел, уменьшение численности каждого вида, быстрая фенологическая смена доминантов.

Напочвенные сапротрофы в своем распределении лимитируются большим набором экологических факторов, среди которых ведущее положение занимают запасы и фракционный состав субстрата, гидротермический режим питания и развитие напочвенного растительного покрова. Минимальные показатели видового разнообразия и численности плодовых тел грибов этой группы наблюдаются в монодоминантах, относительно простых по структуре лиственных

лесах, где грибы, по-видимому, выполняют второстепенную в сравнении с микроорганизмами и почвенными животными-деструкторами роль в разложении мертвого органического вещества.

В хвойных лесах с высоким процентом трудноразлагаемых фракций детрита количество видов и численность карпофоров напочвенных сапротрофов резко возрастают. Количественные и качественные показатели группировок подстилочных сапротрофов достигают максимума в хвойно-широколиственных лесах с оптимальным гидротермическим режимом, достаточными запасами субстрата и богатым набором фракций мертвого органического вещества.

Среди гумусовых сапротрофов необходимо различать принципиально различные трофически группы грибов, приуроченные в своем развитии к лесным и безлесным территориям, в зависимости от этого четко распределяющихся в географическом аспекте.

Ограниченные в видовом отношении трофические группы карботрофов, бриотрофов, копротрофов и микотрофов в большинстве случаев космополитны в своем распространении.

Глава 5

ФОРМИРОВАНИЕ ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГРУППИРОВОК МАКРОМИЦЕТОВ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Структура группировок макромицетов и состава древостоя, его возраст, наличие подроста и подлеска, видовой состав и проективное покрытие травяного и мохового покрова, запасы мертвого органического вещества и скорость его деструкции и, наконец, комплекс почвенных животных и микроорганизмов неразрывно связаны между собой. Видовой состав грибов, численность и соотношение трофических групп являются визуальным отображением всех выше перечисленных особенностей лесных сообществ, а также почвенно-грунтовых и гидроклиматических условий, в которых они обитают, направленности и скорости вещественных и энергетических процессов, происходящих в них.

Молодняки (ельники, сосняки, березняки и т.п.) в возрасте до 10–15 лет представляют собой монодоминантные сообщества с максимально выраженной конкуренцией за элементы минерального питания, влагу, свет. Практически все деревья здесь находятся в пессимальных условиях за исключением тех, которые растут на опушках (границах) молодняков. Экологические условия внутри

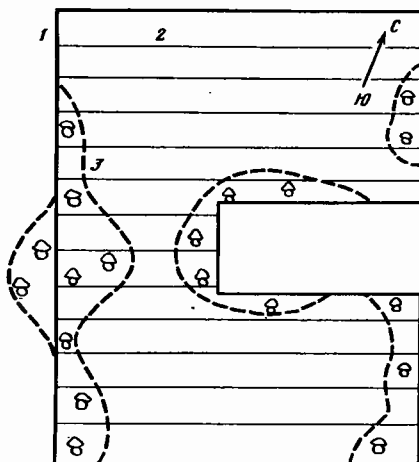
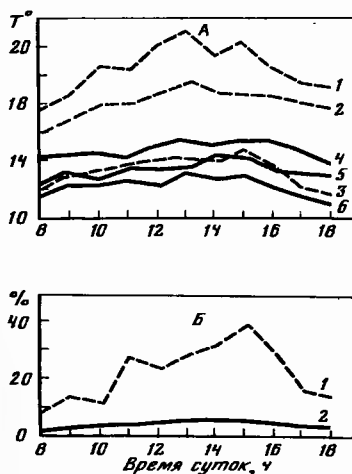


Рис. 1. Варьирование температуры и освещенности в 15- и 60-летних ельниках

А — температура в 60-летнем ельнике (1 — на высоте 1,5 м; 2 — на поверхности почвы; 3 — на глубине 5 см) и 15-летнем ельнике (4 — на высоте 1,5 м; 5 — на поверхности почвы; 6 — на глубине 2–3 см). Б — пропускание интегральной радиации (% от открытого места): 1 — в 60-летнем; 2 — в 15-летнем ельнике

Рис. 2. Распределение симбиотрофов в 20-летнем ельнике

1 — границы культур ели; 2 — ряды деревьев (расстояние между стволами 2 м); 3 — границы пятен *Boletus edulis* *Leccinum vulpinum* fm. *piccinum*. Масштаб: 1 см = 2,5 м

таких массивов относительно однородны. Амплитуда колебаний факторов местообитания в сравнении с лесами более старого возраста незначительны. На рис. 1 представлены данные о суточной динамике освещенности, температуры воздуха и почвы на различных уровнях в 15- и 60-летних ельниках. В связи с этим относительная влажность воздуха и влажность субстрата в молодняках относительно стабильны в течение суток и вегетационного периода в целом. Соответственно особенностям экологических факторов формируется и трофическая структура макромицетов. Она чрезвычайно проста и составлена обычно двумя группами — симбиотрофов и сапротрофов на опаде и подстилочных, приуроченных в своем развитии к слабо разложившейся хвое, листьям, мелким ветвям (табл. 3). Распределение плодовых тел симбиотрофов характеризуется агрегированностью, четкими границами пятен с большой плотностью особей и тяготением к границам массивов. Площади пятен не велики (до 10–15 м²), но на каждое плодовое тело в них приходится не более 0,25 м² (рис. 2). Часто наблюдается явление "убегания" плодовых тел симбиотрофов из-под полога насажде-

Таблица 3

Структура группировок макромицетов в лесных сообществах (поданным 1972—1981 гг.)

Тип леса	Возраст древостоя, лет	Состав древостоя	Биомасса грибов, кг/га абс. сух. вес	Число видов (общее)	% от общего числа видов			
					сим- био- тро- фов	ксило- трофов	сапротрофов	
							подстилоч- ных	гумусных
Ельник	10	10Е	4,3	6	50	0	50	0
”	20	10Е	9,6	16	25	0	75	0
”	30	10Е	10,3	27	30	7	55	8
”	60	6Е2Д20с	15,6	90	36	14	40	10
”	90	8Е2Б	9,8	96	24	23	32	21
Липняк	60	8Л2Д	19,7	98	24	15	45	16
Березняк	50	10Б	16,4	48	47	20	18	15
Осинник	50	100 с	7,3	32	34	18	34	14
Сосняк	60	10С	20,3	64	49	13	26	12

ний на расстояние до 5 м и более. В результате деревья на границах молодняков оказываются в гораздо более благоприятных условиях в отношении обеспеченности элементами минерального питания, влагой, светом, чем те, которые находятся внутри массивов. С возрастом последние, находясь в ослабленном состоянии, чаще подвергаются ветровалу, снеголому, что в конечном итоге приводит к их выпадению и образованию окон в древесном пологе. Это незамедлительно вызывает перестройку горизонтальной и вертикальной структуры сообществ и, естественно, изменения трофической структуры макромицетов: с связи с увеличением запасов подстилки и ее стратификацией усложняется структура напочвенных сапротрофов, а на выпавших и больных деревьях появляются ксилотрофы (Бурова, 1975а).

По мере внедрения под полог монодоминантных сообществ других древесных пород изменяется не только вертикальное, но, что особенно важно для макромицетов большинства трофических групп, горизонтальное сложение лесных сообществ. Доля пионерных трофических групп падает (табл. 3), других — резко увеличивается. Особенно это касается напочвенных сапротрофов. Структура их группировок чрезвычайно сложна (табл. 4).

Парцеллярное строение сформированных и находящихся в стадии формирования сообществ наглядно отображает все многообразие экологических ситуаций в пределах одного типа леса (Бурова, 1968). Различия в количестве видов при сравнении парцелл липо-ельника зеленчуково-волосистоосокового достигает одной трети общего для типа леса количества макромицетов. Коэффициент видового сходства между парцеллами колеблется от 0,87 до 0,31, т.е. на уровне различий между типами лесов. Усложнение трофической структуры ведет к увеличению видового разнообразия, но численность представителей всех групп макромицетов при этом резко падает. Групповое распределение плодовых тел, характерное для молодняков, сменяется рассеянным.

Максимальное количество видов грибов наблюдается в средневозрастных лесных сообществах (табл. 3). Дальнейшее развитие их приводит к уравниванию экологических условий под пологом леса, уменьшению видового разнообразия и численности грибов до определенного уровня, который остается более или менее стабильным продолжительное время. Особенно интересна трофическая структура группировок макромицетов при смене производных типов леса коренными. На рис. 3 представлена модель трофической структуры грибов в березняке волосистоосоковом, находящемся на поздней стадии демутации с выраженным процессом смены на еловый древостой. В первом ярусе — береза (возраст 80–85 лет), сомкнутость крон — 0,6 и небольшая примесь ели. Второй ярус сложен неравномерной по пространственному

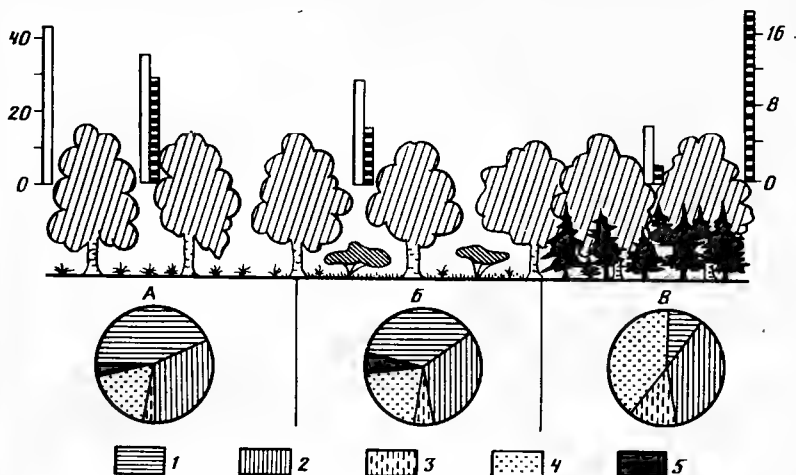
Таблица 4

Трофическая структура макромицетов в липо-ельнике зелено-мощно-волосистоосоковом

Трофическая группа	Число видов	% от общего числа видов
Симбиотрофы	38	28,9
Ксилотрофы	15	11,4
Гумусовые сапротрофы	13	9,9
Сапротрофы на еловом опаде	9	6,9
лиственном опаде:	4	3,0
очесе трав	3	2,3
Бриотрофы	2	1,6
Микотрофы	1	0,8
Подстилочные сапротрофы слоя L	10	7,7
F	29	22,2
погребенных фракций	7	5,4
подстилки		
Всего	131	100

размещению и густоте молодой елью и плагитропной формы липой. В связи с этим выделяются четко разграниченные три основные парцеллы: березово-волосистоосоковая, березово-липово-зеленомощно-волосистоосоковая и березово-елово-мертвопокровная. Они различаются характером режима влажности, температурой воздуха и верхних слоев почвы, освещенностью, видовым составом и степенью развития травяного и мохового покровов.

Микологические исследования в березняке показали, что основные их отличительные черты заключаются в трофической структуре макромицетов. Видовое разнообразие и биомасса симбиотрофов максимальны в березово-волосистоосоковой парцелле, характеризующейся высокими показателями ФАР (30–40%), проникновением большего, чем в остальные парцеллы, количества осадков (40–45% от открытого места) и контрастностью термического режима. Наличие развитого травяного покрова (проективное покрытие 80%) не ограничивает микоризообразующей способности березы и в некотором роде приближает ситуацию к опушкам березняков, как известно, самых "грибных" местообитаний. Несколько меньше симбиотрофов в березово-липовой парцелле, так как прибавление еще одной, но исключительно маломикотрофной древесной породы, не вызывает увеличения количества видов, а экологическая обстановка, создаваемая пологом липы,



Р и с. 3. Трофическая структура макромицетов в березняке волосистоосоковом

А — парцелла березово-волосистоосоковая; Б — березово-липово-волосистоосоково-зеленомошная; В — березово-елово-мертвопокровная; 1 — симбиотрофы; 2 — кислотрофы; 3 — сапротрофы на опаде; 4 — подстилочные сапротрофы; 5 — гумусовые сапротрофы. По оси ординат: слева — количество видов, справа — биомасса грибов, кг/га (абс. сух. вес)

исключает развитие некоторых светолюбивых грибов из рода *Russula*. Еще меньше микоризообразователей в березово-елово-мертвопокровной парцелле. Поступление интегральной радиации (2–3%), абсолютные показатели и амплитуда колебаний T° — все эти факторы минимальны в сравнении с другими парцеллами. Они ограничивают высокую микотрофность березы и почти полностью исключают плодообразование симбиотрофов. Вполне возможно, что мицелий этих грибов присутствует в почве, но находится в отличном от других парцелл жизненном состоянии.

Для напочвенных сапротрофов в противоположность микоризообразователям экологическая обстановка в этой парцелле оказалась более благоприятной. Почти все они связаны с еловым опадом и подстилкой на различных стадиях их деструкции (рис. 3, табл. 5). Поскольку лиственный опад большей частью разлагают почвенные беспозвоночные и микроорганизмы, в первых двух парцеллах подстилочных сапротрофов мало как по количеству видов, так и по численности, особенно в березово-волосистоосоковой парцелле, где экологические условия, благоприятные для развития симбиотрофов, в той же степени оказываются ингибирующими для сапротрофов, связанных с опадом, и подстилкой. Но в связи с формированием в лиственных парцеллах гумусового горизонта здесь появляются представители не свойственной для

Т а б л и ц а 5

Видовой состав макромизетов в березняке волосистоосоковом

Вид	Парцелла			Грофи- ческая группа
	березово- волосис- тоосоко- вая	березово- елово- мертво- покров- ная	березово- липово- волосис- тоосоко- вая	
1	2	3	4	5
Ascomycetes				
Pezizales				
Aleuria aurantia (Fr.) Fckl.	x		x	St
Aleuria sp.	x			St
Gasteromycetes				
Lycoperdon perlatum Pers.	x		x	St
L. pyriforme Fr.		x		Lh
Myxomycetes				
Stemonitis fusca Roth.			x	Rd
Basidiomycetes				
Aphyllophorales				
Cantharellus cibarius Fr. <i>лисички</i>	x	x	x	Ms
Coriolus versicolor (Fr.) Qué.		x	x	Rd
Fomes fomentarius (Fr.) Gill.	x	x	x	Rd
Fomitopsis pinicola (Fr.) Karst.	x	x	x	Rd
Hydnum repandum Fr.	x		x	Ms
Ramaria ochraceo-virens (Jung.) Donk.			x	Hu
Thelephora palmata Fr.	x		x	Hu
Agaricales				
Amanita muscaria (Fr.) Hook <i>мухомор</i>	x			Ms
A. vaginata (Fr.) Vitt.			x	Ms
Armillariella mellea (Fr.) Karst.	x	x	x	Rd
Clitocybe gibba (Fr.) Kumm.	x		x	Hu
Collybia dryophila (Fr.) Kumm.	x		x	St
C. cirrhata (Fr.) Kumm.		x		Fg
Cortinarius brunneus (Fr.) Fr.	x		x	Ms
Entoloma rhodopolium (Fr.) Kumm.	x		x	Ms
Laccaria laccata (Fr.) Berk. et Br.	x		x	Hu
Marasmius bulliardii Qué.		x		Ad
Micromphale perforans (Fr.) Sing.		x		Ad
Mycena citrinomarginata Gill.	x			St
M. epipterygia (Fr.) S.F. Gray		x		Rd
M. lactea (Fr.) Kumm.		x		St
M. pura (Fr.) Kumm.	x		x	St
M. rosella (Fr.) Kumm.		x		St
M. sanguinolenta (Fr.) Kumm.	x	x	x	St
M. stylobates (Fr.) Kumm.		x		St
M. vulgaris (Fr.) Kumm.		x		St

Т а б л и ц а 5 (окончание)

1	2	3	4	5
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Fr.) Kumm.	x		x	Rd
<i>Pluteus atricapillus</i> (Secr.) Sing.	x			Rd
<i>Xeromphalina campanella</i> (Fr.) Maire	x		x	Rd
Boletales				
<i>Boletus edulis</i> Fr. <i>Бел. гриб</i>	x		x	Ms
<i>B. pulverulentus</i> Opat. "	x	x	x	Ms
<i>Leccinum scabrum</i> (Fr.) S.F. Gray <i>подбер.</i>	x			Ms
<i>Paxillus involutus</i> (Fr.) Fr.	x			Ms
<i>Xerocomus subtomentosus</i> (Fr.) Quél.	x		x	Ms
Russulales				
<i>Lactarius helvus</i> (Fr.) Fr.	x			Ms
<i>Lactarius flexuosus</i> (Fr.) S.F. Gray	x			Ms
<i>L. torminosus</i> (Fr.) S. F. Gray	x			Ms
<i>L. vellereus</i> (Fr.) Fr.	x		x	Ms
<i>Russula adusta</i> (Fr.) Fr.	x		x	Ms
<i>R. foetens</i> (Fr.) Fr.	x		x	Ms
<i>R. xerampelina</i> (Secr.) Fr.	x			Ms
<i>R. lutea</i> (Fr.) S.F. Gray		x		Ms
Polyporales				
<i>Pleurotus ostreatus</i> (Fr.) Kumm.			x	Rd

Примечание. Здесь и далее в таблицах названия трофических групп даны по Гюшовой-Богоевой (1981); x — присутствие вида; Ad — сапротрофы на хвойном опаде; Fd — сапротрофы на лиственном опаде; St — подстилочные сапротрофы; Rd — сапротрофы на древесном опаде; S — сапротрофы на шишках; Hu — гумусовые сапротрофы; Lh — сапротрофы на погребенных трудноразлагаемых фракциях подстилки; M — сапротрофы на мхах; Ms — микоризообразователи.

елово-мертвопокровной парцеллы группы гумусовых сапротрофов, характерных для широколиственных лесов (табл. 5).

Ксилотрофы распределены по всем парцеллам равномерно как по количеству видов, так и по численности. Обладая жесткой трофической приуроченностью и широкой валентностью они менее всех других групп макромицетов реагируют на фитоклиматические различия парцелл.

Мы рассмотрели в общих чертах закономерности формирования трофической структуры макромицетов в различного возраста моно- и полидоминантных лесных сообществах умеренного климата. Существенную поправку в эту модель вносит характер биотопа, в частности почвенно-грунтовые условия, в которых находятся леса. Для древесных пород, занимающих более или менее сходные по обеспеченности элементами минерального питания и влажности местообитания, эти поправки не велики, в противном случае они достигают огромных величин. Об этом свидетельствуют, например, данные Л.Г. Переведенцевой (1980). Из зарегистрированных для

четырёх типов сосняков 170 видов общими для них оказались всего 8, а для такого же числа типов ельников из 180 видов выявлено 83 общих. При микологических исследованиях, проведенных в лесах Белоруссии, выяснено, что максимальным количеством видов обладают сосняки и дубравы (132 и 109), занимающие самые различные по почвенно-грунтовым условиям биотопы (Серганина, 1962).

В формировании видового состава макромитетов играет основную роль не только, и даже не столько состав древостоя, сколько условия, в которых находятся сообщества. Так, в географически удаленных ельниках, находящихся в одинаковых почвенно-грунтовых условиях видовое сходство грибов составляет 72% (Бурова, 1971б; Kalamees, Kollom, 1981), а если исключить виды, связанные с сосной, присутствующей в древостое одного типа и отсутствующей в другой, то оно достигает 93%.

Рассмотрим влияние биотопа, в котором может произрастать одна и та же лесообразующая порода, на формирование видового состава, численность и структуру симбиотрофов, энергетически непосредственно связанных с деревьями. В табл. 6 представлены результаты микологических исследований лесных сообществ различного состава, возраста, географического положения.

Как уже отмечалось, деревья в молодняках находятся в крайне пессимальных условиях обитания. Низкий процент пропускания интегральной радиации, острая конкуренция за элементы минерального питания и влагу препятствует по теории Бьеркмана микоризообразованию, поэтому симбиотрофы в них независимо от систематической принадлежности симбионта характеризуются обедненным видовым составом, групповым распределением плодовых тел и особенностями доминирования видов. Практически здесь все виды — доминанты, причем фенологически растянутые виды не образуют плотных скоплений и обладают более или менее стабильной в течение вегетационного периода численностью. Они, как правило, экологически широковалентны. Близкие или фенологически совпадающие симбиотрофы приурочены к определенным, более узким, экологическим нишам и образуют пространственно разделенные, четко очерченные пятна плодовых тел. Эти особенности микоризообразующих грибов характерны не только для молодняков, но и для сообществ более старшего возраста, находящихся в тех чрезвычайно неблагоприятных условиях местообитания — скальные сосняки и березняки (Мурманская область), культуры березы в полупустыне (Уральская область), антропогенно нарушенные сообщества (Бурова, Трапидо, 1975; Бурова, Нездоймино, 1980, 1982). Показатели видового сходства для таких сообществ гораздо выше, чем с лесами, сформированными идентичными древесными породами, но находящимися в более благоприятных

Т а б л и ц а 6

Распределение симбиотрофов в лесных сообществах

Район исследо- ваний, область	Сообщество, возраст древостоя	Число видов	Числен- ность, экз/м ²	Число видов- доми- нантов	Биомасса доминан- тов, % от общей
Московская	Ельник, 20	4	8	4	100
	Березняк, 20	5	6	4	80
	Березняк, 50	11	10	6	60
	Ельник, 60	31	3	2	45
	Сосняк лишайнико- вый, 60	13	11	4	70
	Сосняк зеленомош- ный, 60	38	4	5	50
Костромская	Сосняк сфагновый, 60	14	8	4	60
Архангельская	Ельник сфагновый, 60	15	9	5	70
Мурманская	Сосняк скальный, 120	9	8	5	90
	Березняк скальный, 60	12	10	4	75
Уральская	Культура березы, 30	4	12	4	100

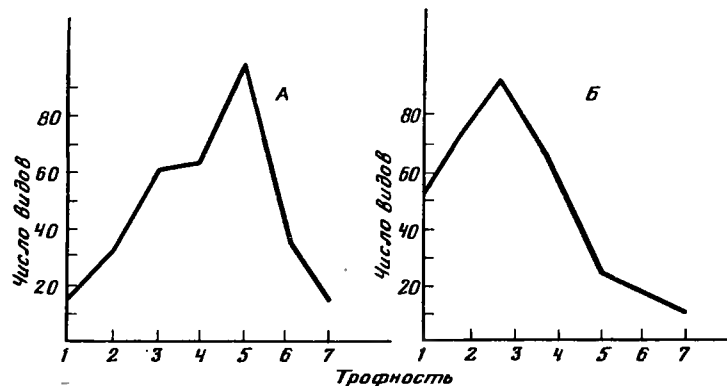
почвенно-грунтовых условиях (табл. 6, 7). Переход к более оптимальным условиям произрастания для деревьев сопровождается видовым обогащением группировок симбиотрофов, пространственная структура их становится диффузной и диффузно-групповой, резко снижается процент доминантных видов (до 45%), уменьшается численность каждого вида, скорость фенологических смен доминантов (грибных слоев) резко возрастает. Показатели видового сходства даже одновозрастных и однопородных лесных сообществ, находящихся в одном районе исследований (ограничением, например, территорией стационара), минимальны (табл. 7).

Особенно показательны в этом отношении данные В.И. Шубина (1973), представленные на рис. 4 и Л.Г. Переведенцевой (1980). Для лесов Карелии (ельники, сосняки) одинаково низкое количество симбиотрофов отмечено как в условиях недостаточной, так и избыточной почвенной влагообеспеченности, с которыми связана и обеспеченность растений минеральным питанием. Видовое сходство гораздо выше, например, между ельником и сосняком брусничным (0,74), чем между сосняками лишайниковым и сфагновым (0,37). По данным микологических исследований лесов Центрального Прикамья (Переведенцева, 1980) индекс сходства (по Маунтфорду) бора лишайникового с сосняками черничными и сфагновыми равен 60–90 и находится на уровне видо-

вой близости с мелколиственными лесами. Наибольший индекс сходства (297) отмечен для сосняков лишайниковых и брусничных, находящихся в одинаково неблагоприятных условиях обитания.

Сосняки, занимающие олиготрофные песчаные террасы, по данным Э.П. Беденко (1979), имеют 71 вид микоризообразующих грибов, а в реликтовых сосняках на мелах в той же Белгородской области его отмечено всего 11 видов.

Нами были обследованы разновозрастные культуры сосны в Подмоскowie, посаженные на нетипичных для сосняков богатых сулинистых почвах, и в качестве "контроля" сосняки первой и второй надпойменных террас р. Унжи (Костромская обл.). При анализе культур сосны выяснено, что непосредственно с сосной связано всего три вида — два симбиотрофа и один связанный в своем развитии с погребенными в подстилке шишками сосны (табл. 8). Все они встречаются в сообществах независимо от возраста культур, их вертикальной и горизонтальной структуры. При этом только молодняки в микологическом отношении характеризуются как типичные сосняки, в насаждениях 30 и более лет все грибы связаны с деревьями 2-го яруса — ель, береза, осина и т.д., а также с представителями подлеска и подроста — лещиной, дубом. Только на опушках культур в небольшом количестве и в отдельные годы в местах с неразвитым травяным покровом появляется *Suillus luteus*. Таким образом, эдификаторная роль сос-



Р и с. 4. Распределение симбиотрофов в сосняках и ельниках различного типа (по Шубину, 1973)

А — сосняки: 1 — лишайниковый; 2 — вересковый; 3 — скальный; 4 — бруснично-зеленомошный; 5 — чернично-зеленомошный; 6 — кисличный; 7 — долгомошный и сфагновый. Б — ельники: 1 — брусничный; 2 — скальный; 3 — черничный; 4 — кисличный; 5 — черничный влажный; 6 — долгомошный; 7 — хвощово-сфагновый

ны в подобных условиях для макромицетов почти полностью исключена (табл. 8). Трофическая структура грибов в сосновых культурах тем не менее подчиняется указанным выше закономерностям и представлена в табл. 9.

Совершенно противоположная ситуация наблюдается в естест-

Таблица 7

Показатели видового сходства (по Серенсону)

	1	2	3	4	5
1	1	0,44	0,27	0,23	0,11
2	0,44	1	0,62	0,16	0
3	0,27	0,62	1	0,28	0
4	0,23	0,16	0,28	1	0
5	0,11	0	0	0	1
6	0,10	0,11	0,09	0,14	0,37
7	0,05	0,05	0,05	0	0,15
8	0,15	0	0	0,09	0,07
9	0,05	0	0	0	0,54
10	0,10	0,46	0,51	0,08	0
11	0,25	0,77	0,40	0,10	0

6	7	8	9	10	11
0,10	0,05	0,15	0,05	0,10	0,25
0,11	0,05	0	0	0,46	0,77
0,09	0	0	0	0,51	0,40
0,14	0	0,09	0	0,08	0,10
0,37	0,15	0,07	0,54	0	0
1	0,11	0,10	0,08	0	0
0,11	1	0,93	0,17	0	0
0,10	0,93	1	0	0	0
0,08	0,17	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0,31
0	0	0	0	0,31	1

Примечание. Московская область: 1 — ельник (20 лет), 2 — березняк (20 лет), 3 — березняк (50 лет), 4 — ельник (60 лет). Московская, Костромская, Архангельская области: 5 — сосняк лишайниковый (60 лет), 6 — сосняк зеленомошный (60 лет), 7 — сосняк сфагновый (60 лет), 8 — ельник сфаг-

новый (60 лет). Мурманская область: 9 — сосняк скальный (120 лет), 10 — березняк скальный (60 лет). Уральская область: 11 — культура березы (30 лет).

Т а б л и ц а 8

Видовой состав в распределение макромикетов в сосновых культурах различного возраста

Вид	Возраст культур, лет				
	86	53	30	17	15
1	2	3	4	5	6
Myxomycetes					
Stemonitis fusca (Fr.) Pers.	*				
Ascomycetes					
Helotiales					
Leotia lubrica Fr.	*	*			
Pezizales					
Discina perlata Fr.	*	*			
Basidiomycetes					
Aphyllophorales					
Auriscalpium vulgare (Fr.) Karst.		*	*	*	*
Cantharellus cibarius Fr.	*	*			
Coriolus varicolor (Fr.) Quéf.	*	*			
Hydnum repandum Fr.	*	*			
Hirschioporus abietinus (Fr.) Donk	*				
Fomes fomentarius (Fr.) Gill.	*	*			
Fomitopsis pinicola (Fr.) Karst.	*	*			
Ramaria ochraceovirens (Fr.) Quéf.		*			
Boletales					
Boletus edulis Fr.	*	*			
Leccinum scabrum (Fr.) S.F. Gray	*	*			
Paxillus involutus (Fr.) Fr.	*	*			
Suillus luteus (Fr.) S.F. Gray	*	*	*	*	*
S. variegatus (Fr.) Kuntze		*			
Xerocomus subtomentosus (Fr.) Quéf.	*				
Agaricales					
Agaricus campestris Fr.	*	*			
Amanita muscaria (Fr.) Hook.	*	*			
A. vaginata (Fr.) Vitt.		*			
Armillariella mellea (Fr.) Karst.	*				
Bolbitius vittelinus (Fr.) Fr.			*		
Clitocybe gibba (Fr.) Kumm.		*	*		
Clitopilus prunulus (Fr.) Kumm.		*			
Collybia butyracea (Fr.) Kumm.	*	*	*		
C. confluens (Fr.) Kumm.	*	*			
C. racemosa (Fr.) Quel.		*	*		
Cortinarius traganus (Fr.) Fr.		*			
C. urbicus (Fr.) Fr.	*	*			
Cystoderma carcharias Fayod	*				
Dermoloma atrocinereum (Pers.) Herink	*	*			
Galerina sideroides (Fr.) Kuehner			*		
Hypholoma fasciculare (Fr.) Kumm.		*	*		
H. sublateralitium (Fr.) Quéf.	*				
Inocybe descissa (Fr.) Quéf.		*	*		
Kuehneromyces mutabilis (Fr.) Sing. et A.H. Smith	*	*	*		

Т а б л и ц а 8 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Laccaria laccata</i> (Fr.) Berk. et Br.	*	*			
<i>Lepiota setulosa</i> Lge.		*			
<i>Lepista nebularis</i> (Fr.) Harm.		*			
<i>Marasmius androsaceus</i> (Fr.) Fr.	*	*			
<i>Marasmiellus ramealis</i> (Fr.) Sing.					*
<i>Micromphale perforans</i> (Fr.) Sing.	*	*			
<i>Melanoleuca cognata</i> (Fr.) Konrad et Moubl.			*		
<i>Mycena aetites</i> (Fr.) Quéf.		*			
<i>Mycena galopoda</i> (Fr.) Kumm.		*			
<i>M. citrinomarginata</i> Gill.	*	*			
<i>M. lineata</i> (Fr.) Kumm.		*			
<i>M. plícosa</i> (Fr.) Kumm.		*			
<i>M. pura</i> (Fr.) Kumm.		*			
<i>M. stylobates</i> (Fr.) Kumm.	*	*	*		*
<i>M. sanguinolenta</i> (Fr.) Kumm.	*	*	*		
<i>M. excisa</i> (Lasch) Gill.			*		
<i>Omphalina ericetorum</i> (Fr.) M. Lge	*	*			
<i>Pholiota squarrosa</i> (Fr.) Kumm.		*			
<i>Pluteus atricapillus</i> (Sacc.) Sing.	*	*	*		
<i>Psarhyrella</i> sp.		*	*		
<i>Strobilurus tenacellus</i> (Fr.) Sing.	*	*	*	*	*
<i>Stropharia aeruginosa</i> (Fr.) Quéf.		*	*		
<i>Entoloma hebes</i> Romagn.		*			
<i>Tricholoma portentosum</i> (Fr.) Quéf.	*				
<i>T. vaccinum</i> (Fr.) Kumm.		*			
<i>Tricholomopsis rutilans</i> (Fr.) Sing.		*			
<i>Tubaria furfuracea</i> (Fr.) Gill.		*	*		
Russulales					
<i>Lactarius flexuosus</i> (Fr.) S.F. Gray	*				
<i>L. mitissimus</i> (Fr.) Fr.	*	*			
<i>Russula aeruginea</i> Lindblad	*				
<i>R. cyanoxantha</i> (Sacc.) Fr.	*	*			
<i>R. ochroleuca</i> (Sacc.) Fr.	*	*			
<i>R. xerampelina</i> (Sacc.) Fr.	*	*			
<i>R. vesca</i> Fr.		*			
Gasteromycetes					
<i>Lycoperdon perlatum</i> Pers.	*	*	*	*	*
Dacrymycetales					
<i>Calocera viscosa</i> Fr.	*	*			

венных сосняках, занимающих различные формы рельефа надпойменных террас. Они образуют редкостойные светлые ценозы, пропускающие до 50% фотосинтетически активной радиации (ФАР) (Алексеев, 1975), в связи с чем к корням притекает достаточное количество продуцируемых ею углеводов. Поэтому интенсивность микоризообразования, по теории Бьеркмана (Харли, 1963), в дан-

Таблица 9

Формирование группировок макромицетов в культурах сосны различного возраста (Подмосковье), % от общего числа видов

Трофическая группа	Возраст насаждений, лет				
	15	17	30	53	86
	состав древостоя				
	10С	10С	10С	6С2Е2Б	5С2Е2Б1Д
Симбиотрофы	25	25	3	30	39
Ксилотрофы	0	0	24	15	17
Сапротрофы					
на опаде	25	25	1	4	5
подстилочные	50	50	48	33	30
гумусовые	0	0	24	16	11
Всего видов	8	4	22	64	44
Биомасса, кг/га (абс. сух. вес)	3,0	1,6	5,8	20,2	15,6

ном случае должна находиться в прямой зависимости от концентрации в почве азота, фосфора и калия, их связанности почвенным поглощающим комплексом (доступности для растений) и аэрации (Харли, 1963; Шемаханова, 1962).

Известно, что в ряде почв, особенно при недостатке и избытке влаги, фосфор и калий, непосредственно участвующие в превращении энергии и входящие в состав основных продуктов жизнедеятельности деревьев, прочно связываются почвенным поглощающим комплексом и тем самым исключаются из биологического круговорота. Известно также, что периоду адсорбции питательных веществ микоризными корнями предшествует процесс обмена веществ, зависящий в первую очередь от температуры и обеспеченности почвы O_2 . Поглощенные корнями доступные соединения элементов питания поступают в гифы грибов. Фосфор переходит в мицелии в связанное состояние и впоследствии транспортируется в ткани дерева. После отмирания микоризных корней Р возвращается в почву. Наибольшее варьирование подвижного фосфора (P_2O_5) наблюдается в горизонтах A_1 и A_2 — зоне максимальной концентрации тонких корней (Данилов, 1947; Карпачевский, 1977; Холопова, 1982; Сибуль, Бурова, 1980). С глубиной абсолютные показатели и изменчивость P_2O_5 вновь увеличиваются в аккумулятивном горизонте B_2 .

Степень насыщенности обменными основаниями имеет в принципе тот же характер горизонтальной и вертикальной изменчи-

вости. Указанные особенности распределения доступных для растений элементов минерального питания коррелирует с вертикальной стратификацией гифов микоризообразующих грибов. В лишайниковых борах они достигают глубины 25 см, в сосняках брусничных находятся на глубине 4–155 см, а в черничных – 4–8 см (Шемаханова, 1962).

Брусничные сосняки обычно занимают верхние части крутых склонов холмов с резко выраженной скоростью транзита минеральных и органических веществ (Бурова и др., 1980). Поэтому, вероятно, здесь для их более рационального поглощения способствуют глубина и стратификация мицелия микоризообразующих грибов.

Данные В.Г.Логиновой и И.А.Селиванова (1968) по микотрофности сосны в лесах центрального Предуралья подтверждают зависимость интенсивности микоризообразования от содержания в почвах подвижного фосфора, степени насыщенности обменными основаниями и азрации. Наименьшая обеспеченность доступными для растений соединениями фосфора отмечена на песчаных почвах повышенных (лишайниковые боры) и пониженных (сфагновые сосняки) формах рельефа (Кретинин, 1971). Но в то же время скорость транспорта питательных веществ, и в частности P_2O_5 , из мицелия в ткани симбионта в олиготрофных местообитаниях гораздо выше, чем в более богатых почвах (Thrower, Thrower, 1968).

Азрация почв относится многими авторами (Шемаханова, 1962; Харли, 1963; Селиванов, 1981) к одним из ведущих факторов микоризообразования. Но если учесть, что мицелий грибов образует водонепроницаемую пленку – адаптивное свойство симбиотрофов к переувлажнению и дефициту влагообеспеченности местообитаний (Ханаи, 1964), то азрацию почв вряд ли можно отнести к определяющим микоризообразование факторам.

На примере притеррасных сосняков р. Унжи рассмотрим формирование группировок симбиотрофов в зависимости от ряда факторов. Рельеф первой надпойменной террасы относительно выровнен, превышение наивысшей точки на вершинах бугров над понижениями с постоянно избыточным увлажнением не более 1,5 м. На вершинах холмов расположены лишайниково-зеленомошные сосняки. Проективное покрытие лишайников (*Cladonia alpina*, *C. stellaris*) – 60%, мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*) – 40%. Середина и нижние части склонов с постоянно высоким уровнем грунтовых вод заняты сосняками чернично-моховыми с мертвопокровными блюдцеобразными западинами. В низинах с постоянным переувлажнением распространены сфагновые сосняки с багульниковым, черникой, пушицей. Проективное покрытие мхов (*Sphagnum magellanicum*, *S. terres* – 100%).

Таблица 10

Фитоценотическая и микологическая характеристика различных типов сосняков

Тип леса	Запас древесины, м ³ /га	Фитомасса напочвенного покрова, кг/м ²	Подстилка, г/м ²
Первая надпойменная терраса			
Сосняк			
лишайниково-зеленомошный	54	2,1	350
чернично-моховой	266	1,0	570
сфагновый	273	0,4	840
Вторая надпойменная терраса			
Сосняк			
лишайниковый	110	3,24	270
зеленомошно-кустарничковый	84	0,72	320
злаково-зеленомошный	84	0,40	360

Рельеф второй надпойменной террасы холмистый, превышение вершин над замкнутыми бессточными западинами составляет 5–6 м, крутизна склонов 5–30°. Вершины песчаных холмов заняты сосняками лишайниковыми и зеленомошно-лишайниковыми. Наблюдается выраженная пятнистость напочвенного покрова. Во-первых, подкروновые мертвопокровные пространства редко стоящих сосен чередуются с лишайниковыми пятнами, во-вторых, к тем же видам лишайников присоединяется мох. Доминанты мохово-лишайникового покрова идентичны отмеченным для зеленомошно-лишайниковых сосняков первой террасы. Склоны холмов заняты сосняками бруснично-вересково-зеленомошными с примесью в нижней части склонов черники. Проективное покрытие мхов (*Hylacomium splendens*) – 100%, кустарничкового покрова – 20–60% в зависимости от крутизны склонов.

Западины характеризуются древостоем из сосны с примесью березы. Напочвенный травяно-кустарничковый покров (проективное покрытие 40–60%) состоит из манника с примесью черники, голубики. Моховой покров сплошной, состоит из *Hylacomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum girgensohnii*. Ряд показателей, характеризующих описанные типы сосняков, представлен в табл. 10 (Бурова и др., 1980; Бурова, 1982а).

Всего было зарегистрировано 57 видов симбиотрофов. Коли-

Содержание в фитомассе, г/м ²		Число видов симбиотрофов		Численность плодовых тел
азота	зольных веществ	всего	по типам леса	экз./м ²

Первая надпойменная терраса

3,7	17,7	41	18	2
7,4	26,3		30	1
7,9	24,4		14	2

Вторая надпойменная терраса

5,4	25,6	44	13	3
4,8	29,2		39	2
8,0	32,4		26	2

чество их в сосняках 1-й и 2-й надпойменных террас почти одинаково (табл. 10). Однако количественные показатели в данном случае не дают исчерпывающей информации о степени сходства и различий между экологически неоднородными для грибов типами леса. Сравнение целесообразнее проводить по отдельным сходным типам леса, расположенным на различных террасах. В табл. 11 приведены данные о видовом составе и распределении микоризообразующих грибов в сосняках.

Лишайниковые и зеленомошно-лишайниковые сосновые леса, встречающиеся на обеих террасах, имеют близкие показатели числа видов. Увеличение видового разнообразия в сосняке лишайниково-зеленомошном на 1-й надпойменной террасе является выразителем повышенного и более стабильного содержания влаги в почве, а вследствие этого и увеличения площади моховых пятен по сравнению с теми же лесами, расположенными на вершинах холмов 2-й террасы и характеризующимися резко выраженным дефицитом почвенной влагообеспеченности. С другой стороны, исходя из теории Бьеркмана, большее количество микоризообразующих грибов в сосняках лишайниково-зеленомошных можно объяснить и более низкими показателями содержания азота и зольных элементов в напочвенном покрове этих сосняков, поступающих с опадом и подстилкой в почву (табл. 10).

Виды, характерные только для лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосняков — *Boletus pinicola*, *Cortinarius* sp., *Russula caupoanthes*, — составляют группы ксерофитов, причем последний встречается только в мертвопокровных подкроновых участках. Небольшой набор видов, способных образовывать микоризу в самых неблагоприятных по условиям увлажнения и концентрации питательных элементов в почве местообитаниях, обладает при этом высокими показателями численности. Группы *Boletus pinicola* насчитывают до 20–30 экз./20 м². Такое же обилие отмечено и для *Cortinarius* sp. Поглощающая способность разветвленных гиф этих грибов в сотни раз увеличивает поглощающую поверхность корневой системы (Björkman, 1944), благодаря чему резко увеличивается извлечение Р₂О₅ и обменных оснований, а также влаги из почвы, совершенно необходимых в данном случае для сосны. Таким образом, микотрофность сосны в лишайниковых борах обеспечивается не за счет увеличения количества видов, а в результате высоких показателей обилия доминантов. Часть видов, более мезофитных и потому приуроченных к моховым пятнам на обеих террасах (*Lactarius rufus*, *Rozites caeperata*), образуют скопления плодовых тел именно в этих местообитаниях, таким образом разделяя экологические ниши в данном типе леса.

Склоны холмов, занятые зеленомошно-кустарничковыми сосняками, выделяются на фоне остальных типов максимальным видовым разнообразием, но невысокой численностью каждого вида. Различия в условиях почвенного увлажнения в сосняках 1-й и 2-й террас проявляются и в составе симбиотрофов. Довольно стабильное избыточное увлажнение субстрата в сосняке чернично-моховом ограничивает развитие микоризы. Встречающиеся здесь виды не специфичны для типа леса и не образуют большой массы. Единичными экземплярами представлены многие виды из родов *Cortinarius*, *Russula*, *Lactarius*, *Leccinum*. Только *Amanita vaginata* образует скопления плодовых тел до 5–6 экз./10 м². *Tylopilus felleus*, *Xerocomus subtomentosus* приурочены в основном к кочкам, образующимся вокруг стволов. Повышенное количество азота, переувлажнение, а также наличие мощной, до 20 см, оторфованной подстилки являются, по-видимому, факторами, препятствующими здесь процессам микоризообразования.

Зеленомошно-кустарничковые сосняки, расположенные на склонах холмов 2-й надпойменной террасы, в результате интенсивно идущей транзитной миграции зольных веществ и достаточного количества влаги оказались наиболее благоприятными для макромицетов местообитаниями. Сплошной моховой покров препятствует иссушению верхних слоев почвы и выступает в роли положительного для развития мицелия грибов фактора. Здесь отмечено

Т а б л и ц а 11

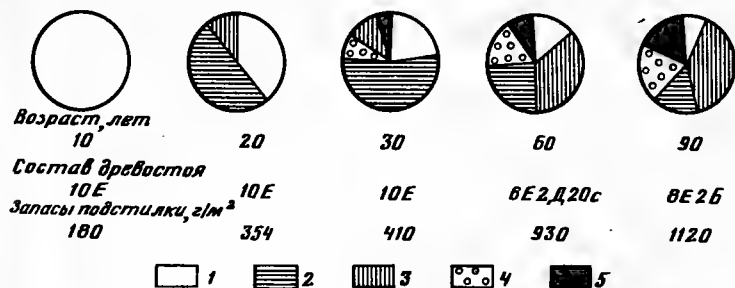
Видовой состав и распределение симбиотрофов в различных типах сосняков

Вид	1-я надпойменная терраса			2-я надпойменная терраса		
	лишай- нико- во-зе- лено- мош- ный	чернич- но-мо- ховой	сфаг- новый	лишай- нико- вый	зелено- мош- но-кус- тарнич- ковый	злако- во-зе- лено- мош- ный
1	2	3	4	5	6	7
Aphyllophorales						
<i>Sarcodon imbricatum</i> (Fr.) Karst.	*	*	*	*	*	*
Agaricales						
<i>Amanita citrina</i> S.F. Gray					*	
<i>A. muscaria</i> (Fr.) Hook.	*	*		*	*	*
<i>A. porphyria</i> (Fr.) Secr.					*	
<i>A. vaginata</i> (Fr.) Vitt.		*	*		*	*
<i>Cantharellula umbonata</i> (Fr.) Sing.					*	*
<i>Lepista nebularis</i> (Fr.) Harmaja					*	
<i>Cortinarius acutus</i> (Fr.) Fr.		*			*	
<i>C. alboviolaceus</i> (Fr.) Fr.		*			*	
<i>C. armillatus</i> (Fr.) Fr.	*	*			*	*
<i>C. collinitus</i> (Fr.) Fr.		*			*	*
<i>C. hemitrichus</i> (Fr.) Fr.			*			
<i>C. pholideus</i> (Fr.) Fr.		*			*	
<i>C. saniosus</i> (Fr.) Fr.		*			*	
<i>Cortinarius</i> sp.	*			*		
<i>Dermocybe cinnamomeolutea</i> (P.D. Orton) Mos.		*	*		*	*
<i>Dermocybe semisanguinea</i> (Fr.) Mos.	*	*		*	*	*
<i>Inocybe lacera</i> (Fr.) Kumm.					*	
<i>I. lanuginosa</i> (Fr.) Kumm.			*			
<i>Laccaria laccata</i> (Fr.) Berk. et Br.		*	*	*	*	*
<i>Rozites caperata</i> (Fr.) Karst.	*	*		*	*	
<i>Tricholoma flavovirens</i> (Fr.) Lund.	*	*			*	*
<i>T. portentosum</i> (Fr.) Quéf.					*	
<i>T. ustale</i> (Fr.) Kumm.					*	
Boletales						
<i>Boletus pinicola</i> Vitt.	*			*		
<i>Gomphidius roseus</i> (Fr.) Karst.	*	*		*	*	*
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i> (Fr.) Maire					*	

Таблица 11 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Leccinum holopus</i> (Rostk.) Watl.			*			
<i>L. percanidum</i> (Vassilk.) Watl.					*	
<i>L. scabrum</i> (Fr.) S.F. Gray		*				
<i>L. testaceo-scabrum</i> (Socr.) Sing.		*				
<i>L. vulpinum</i> Watl.		*		*	*	
<i>Paxillus involutus</i> (Fr.) Fr.	*	*		*	*	*
<i>Suillus bovinus</i> (Fr.) Kuntze	*	*	*	*	*	*
<i>S. luteus</i> (Fr.) S.F. Gray		*			*	*
<i>S. piperatus</i> (Fr.) Kuntze		*			*	*
<i>S. variegatus</i> (Fr.) Kuntze	*	*	*	*	*	*
<i>Tylopilus felleus</i> (Fr.) Karst.		*	*		*	*
<i>Xerocomus subtomentosus</i> (Fr.) Quel.	*	*	*	*	*	*
Russulales						
<i>Lactarius flexuosus</i> (Fr.) S.F. Gray					*	
<i>L. glyciosmus</i> (Fr.) Fr.			*			
<i>L. helvus</i> (Fr.) Fr.			*			
<i>L. rufus</i> (Fr.) Fr.	*	*		*	*	*
<i>L. torminosus</i> (Fr.) S.F. Gray					*	
<i>L. sphagneti</i> (Fr.) Neuh.			*			
<i>L. vietus</i> (Fr.) Fr.	*	*	*	*	*	*
<i>Russula flava</i> Romell	*				*	
<i>R. cyanoxantha</i> (Socr.) Fr.		*			*	
<i>R. decolorans</i> (Fr.) Fr.		*			*	*
<i>R. emetica</i> (Fr.) S.F. Gray			*			
<i>R. ochroleuca</i> (Socr.) Fr.	*					
<i>R. paludosa</i> Britz.		*				
<i>R. roseipes</i> (Socr.) Bres.	*					
<i>R. vesca</i> Fr.		*			*	
<i>R. virescens</i> (Zanted) Fr.		*			*	
<i>R. xerampelina</i> (Socr.) Fr. var. <i>erythropus</i> Pelt.					*	*

максимальное для изученных сосняков количество видов макромицетов. Привлекает внимание довольно высокая специфичность видов, характеризующихся довольно узкими экологическими рамками. Экологический оптимум многих широко распространенных во всех типах сосняков видах находится именно здесь (*Rozites caperata*, *Suillus variegatus*, *Russula xerampelina*, *R. decolorans*, *Leccinum* sp. Их обилие резко падает в условиях как недостаточной, так и избыточной увлажненности почв.



Р и с. 5. Формирование структуры напочвенных сапротрофов в возрастном ряду ельников

1 — сапротрофы на опаде; 2 — сапротрофы слоя L; 3 — сапротрофы слоя F; 4 — сапротрофы погребенных фракций подстилки; 5 — гумусовые сапротрофы

Самые низкие формы рельефа с высоким уровнем грунтовых вод заняты на 2-й надпойменной террасе сосняками злаково-зеленомошными, а на 1-й — сфагновыми. В них аккумулируется большое количество подвижных органических веществ и азота, причем чем резче выражен рельеф, тем выше содержание этих веществ в западинах. Характер водного режима определяет основные различия в напочвенном покрове сравниваемых сосняков. Показатели зольности и азота в них близки. Однако запасы древесины сосны одинакового возраста различаются более чем в три раза (табл. 10). Есть отличия в количестве видов и видовом составе симбиотрофов, но они не укладываются в рамки теории Бьеркмана. В данном случае большее количество необходимых для дерева веществ, аккумулируемых в сосняках замкнутых бессточных западин, не оказывает ограничивающего микоризообразование действия. Здесь отмечено 26 видов симбиотрофов, обладающих довольно высокой численностью (*Amanita vaginata*, *Paxillus involutus*). По-видимому, ведущее положение дерева-хозяина в данном случае ослаблено, в то же время симбиотрофы находят здесь благоприятные для своего развития (фитоклиматические, трофические) условия обитания, т.е. экологические требования самих грибов проявляются в данном типе гораздо резче, чем в других сосняках. То же самое можно сказать и о сфагновых сосняках. Видовой состав макромицетов в них отличается высокой спецификой (50% от всех найденных видов). Из 14 отмеченных для этого типа леса грибов 7 видов специфичны для него; 4 — общие для всех изученных. Последние не дают представления об особенностях местообитания, т.е. экологически широковалентны и встречаются не только в сосняках, но и в лесах, сформированных различными древесными породами. Надо отметить, что набор видов, характерных для сфагновых сосняков, обнаруживает абсолютную идентичность со сфагновыми ель-

Т а б л и ц а 12

Распределение сапротрофов в зависимости от запасов опада и подстилки в липо-ельнике зеленчуково-волосистоосоковом

Парцелла	Опад, г/м ²	Подстилка, г/м ²	Число видов сапротрофов	
			на опаде	подстилоч- ных
Елово-зеленчуковая	302	1132	2	11
Елово-волосистоосоковая	364	1285	2	9
Елово-зеленомошная	245	1186	3	12
Елово-липово-мертвопокровная	275	903	3	9
Крупнопоротниковая в окне древесного полога	169	818	1	16
Осиново-елово-медуничная	260	982	3	20
Осиново- и дубово-снытевая	227	841	5	11

никами, т.е. в условиях крайнего переувлажнения почв ведущая роль симбионта (в данном случае сосны) сводится практически к нулю. В то же время мощный покров из сфагновых мхов выступает как ведущий средообразующий фактор.

Формирование структуры напочвенных сапротрофов в лесных сообществах подчинено закономерностям накопления и утилизации мертвого органического вещества в них и отображают все особенности этих процессов. На рис. 5 представлена схема соотношений различных групп напочвенных сапротрофов в связи с изменениями качественного состава и количества опада и подстилки в возрастном ряду ельников. В молодняках происходит постепенный рост запасов подстилки и процесс ее стратификации. К 30 годам в ельниках несколько усложняется и ее фракционный состав: возрастает доля "неактивной" фракции (кора, ветки, шишки), формируется мулевой слой, с которым связаны лесные гумусовые сапротрофы. Фракционно относительно гомогенная подстилка приобретает черты гетерогенности. При усложнении вертикальной и горизонтальной структуры ельников возрастает вариабельность запасов подстилки и ее фракционного состава. Присутствие в опаде и подстилке листьев существенно меняет темпы их деструкции и влечет за собой появление грибов, специализированных на разложении этой фракции. Максимальное видовое разнообразие подстилочных сапротрофов в большей мере связано не с увеличением запасов субстрата в сложных лесных сообществах, а с вариабельностью ее фракционного состава.

В более старых ельниках при сохранении того же количества видов сапротрофов происходит их трофическое перераспреде-

ние: четче выделяются группы грибов, связанных и приуроченных к слоям A_0 и более мощного мулевого горизонта. Распределение различных трофических подгрупп напочвенных сапротрофов довольно четко прослеживается и в пределах типа леса. В табл. 12 приведены количественные показатели для сапротрофов на опаде и в подстилке в парцеллах липо-ельника зеленчуково-волосистоосокового. Наблюдается корреляция между количеством видов грибов и запасами опада и подстилки. Принципиальных различий между формированием структуры напочвенных сапротрофов в данном типе леса и того же процесса, описанного для возрастного ряда ельников, нет. Более подробно вопросы распределения различных групп напочвенных сапротрофов в лесных сообществах будут рассмотрены далее в главе о подстилке как экологическом факторе.

Ксилотрофы, как отмечалось ранее, относительно широковалентны и независимы от фитоклиматических особенностей определенного лесного сообщества. Видовой состав и численность их определяются запасами древесного опада, его положением относительно поверхности почвы, стадией деструкции субстрата. Биохимически разнородный лиственный и хвойный отпад разлагается дереворазрушающими грибами по принципу этапности. Сукцессии ксилотрофов при разложении различного древесного субстрата достаточно подробно отображены в современной микробиологической литературе (Частухин, Николаевская, 1969; Мухин, 1977; Степанова, Мухин, 1979; Мезенцева, 1982; и др.), поэтому мы не будем здесь подробно на этом останавливаться.

С увеличением возраста древостоя, количества древесных пород, участвующих в его сложении масса мертвого органического вещества, заключенного в древесине, растет и сопровождается видовым разнообразием ксилотрофов. В табл. 3 показана зависимость их количества от возраста древостоя и типа леса.

Таким образом, трофическая структура группировок макромицетов с высокой степенью достоверности отражает фитоценоотические, биотопические и вещественно-энергетические особенности лесных сообществ, зачастую являясь индикаторами их санитарного состояния и степени антропогенного воздействия.

БИОМАССА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГРУППИРОВОК МАКРОМИЦЕТОВ

Под биомассой макромицетов (урожайность) в микологии понимают массу видимой их части — спорадически появляющихся плодовых тел (карпофоров). Основная неизмеримо большая по весу функциональная, т.е. рабочая, часть грибов — мицелий — скрыта в субстрате. Гифы пронизывают мертвое органическое вещество до уровня внутриклеточных структур, в связи с чем до сих пор не удается достоверно определить запасы мицелия макромицетов ни в культурах, ни тем более в природных условиях.

Вопросы определения численности и массы почвенных организмов (водоросли, микромицеты, бактерии, простейшие, беспозвоночные и т.п.) обсуждаются в литературе давно. Методов объективной оценки этих показателей пока что нет. Обычно методом прямых или косвенных подсчетов определяют интегральную величину микроорганизмов (Аристовская, 1972) или отдельно по группам водорослей (Штина, 1972), грибов (Мирчинк, 1972, 1976) и т.д. Но как указывает Т.Г. Мирчинк (1976), даже самые современные методы определения массы почвенных грибов дают противоречивые сведения. Большинство же микологических данных приводится на уровне численности колоний грибов, выращенных на различных средах в культуре, дающих относительную характеристику видового состава и количества почвенных микроорганизмов. По мнению Д.Г. Звягинцева (1972), такой метод выявляет лишь 0,1% от их общего количества.

Для успешного решения проблемы необходимо развитие исследований по сезонной и многолетней динамике численности грибов, определению сроков их жизненных циклов, соотношению живой и мертвой органической массы, заключенной в мицелии, изучению факторов, влияющих на реальные запасы мицелия в субстрате (гидротермических, трофических), и ряд других.

Количественный анализ макромицетов проводится, как указывалось выше, только на уровне плодовых тел макромицетов. Показатели запасов мицелия, приводимые в литературе, основаны на пересчетах результатов, полученных в чистых культурах. Учитывая эти данные (Частухин, Николаевская, 1969; Родионова, 1970), мы подсчитали, что на 1 г массы плодовых тел подстилочных сапротрофов приходится 62,6 г мицелия (абс. сух. вес) (Бурова, 1971а, 1976б). Для симбиотрофов соотношение массы карпофоров и мицелия составляет 1 : 154 (Fogel, Hunt, 1979). Безусловно, эти

цифры носят ориентировочный характер и, вероятно, далеки от реальных, так как сведения о физиологическом состоянии и работе мицелия, динамике массы, количестве органического вещества, необходимого для образования 1 г мицелия, перераспределении вещества и энергии между мицелием и плодовым телом грибов чрезвычайно скудны либо полностью отсутствуют. Однако, поскольку количественные показатели для других почвенных организмов приводятся с той же степенью точности, мы провели расчеты запасов мицелия макромицетов (табл. 13) для ельника лещиново-разнотравного (Московская обл., Малинская биогеоценологическая станция ИЭМЭЖ АН СССР). Анализ данных, представленных в табл. 13, показывает, что биомасса макромицетов с учетом мицелия составляет 1,5% от запасов фитомассы деревьев, соизмерима и даже несколько превосходит массу подлеска, в 5 раз выше массы напочвенного покрова. Доля участия мицелия в запасах опада и подстилки равна примерно 20%. Прибавив к этой величине массу других почвенных и подстилочных организмов, получим, что общая биомасса их составляет 25% от запасов опада и подстилки в данном типе леса. Трудно оценить эту цифру; неизвестно, насколько она меньше или больше реальной, но бесспорно одно, что "живое вещество" (Вернадский, 1967) почв, и в особенно опада и подстилки, должно оцениваться не десятками и сотыми долями процента. Н.В. Дылис (1983) пишет, что если бы было возможно выделить все живые организмы из лесной подстилки, то их масса оказалась бы сопоставима с мертвым органическим веществом, заключенным в ней. Вполне вероятно поэтому, что четверть, приходящаяся на "живое вещество" подстилки, может быть и заниженной цифрой. Мицелий микро- и макромицетов априори должен составлять по величине большую часть биомассы опадоподстилочных организмов, так как масса плодовых тел в отдельные годы может достигать сотен кг/га (абс. сух. вес), а для того, чтобы продуцировать такое количество органического вещества, мицелий грибов должен накопить и транспортировать во много раз большую массу с целью как обеспечения процессов своей жизнедеятельности (метаболизма), так и выдачи такого количества "плодов".

В конкретном лесном биогеоценозе макромицеты по видовому разнообразию занимают одно из первых мест, особенно в хвойных лесах, где напочвенный травяной и моховой покровы представлены небольшим количеством видов (до 20), подстилочные организмы в силу малоблагоприятных условий обеднены в видовом отношении и где наблюдается в полном смысле этого слова "царство грибов". В дальнейшем мы будем оперировать данными массы только плодовых тел макромицетов.

Во всех лесных сообществах ежегодно основная биомасса гри-

Т а б л и ц а 13

Биомасса и число видов различных организмов в ельнике лещиново-разнотравием (Малинская биогеоценологическая станция ИЭМЭЖ АН СССР)

Показатель	Биомасса, т/га (абс. сух. вес)	Число видов	Источник
Деревья	165,28	4	Дылис и др., 1973
Подлесок	2,07	2	То же
Травянистые растения	0,13	54	"
Мхи	0,31	21	"
Лишайники (эпифитные)	0,06	12	Бязров, 1970
Корни	40,4		Дылис и др., 1973
Опад	3,64		То же
Подстилка	8,7		"
Водоросли (почвенные)	0,025 ⁺	91	Чаплыгина, 1977
Орибатиды	0,05 ⁺	29	Дылис и др., 1973
Коллемболы	0,007 ⁺⁺	21	То же
Личинки насекомых	0,0008 ⁺⁺		"
Дождевые черви	0,001 ⁺⁺⁺	5	"
Простейшие (жгутиконосцы, амебы, инфузории)	0,02	117	Гельцер, 1982
Раковинные амебы	0,01	58	Корганова, 1979
Дрожжи	0,01	46	Зайцев, 1980
Микромицеты	0,12	62	Мирчинк, 1976
Макромицеты плодовые тела	0,02	98	Дылис и др., 1973
Мицелий напочвенных сапротрофов	1,2		Бурова, 1971
симбиотрофов	1,3 ^{****}		

Биомасса рассчитана по: ⁺ Штина, 1972; ⁺⁺ Чернова, 1977;

⁺⁺⁺ Программа и методика биогеоценологических исследований, 1974;

^{****} Fogel, Hunt, 1979.

бов приходится на группу симбиотрофов и ксилотрофов. Для этих групп увеличение количества видов и численности вызывает адекватную реакцию их биомассы. Грибы других трофических групп, в частности сапротрофов на опаде и подстилочных, занимая первое место по количеству видов и численности карпофоров в группировках макромицетов, дают очень небольшую массу плодовых тел, несравнимо меньшую, чем первые две группы. В табл. 14 представлены данные о соотношении биомассы, количества видов и численности макромицетов различных трофических групп. Анализ этих данных показывает, что группа симбиотрофов, к которой относятся менее 1/3 количества видов в липо-ельнике зеленомошно-

Таблица 14

Соотношение биомассы, числа видов и численности макромицетов (липо-ельник зеленомошно-волосистоосоковый; по данным 1966–1978 гг.)

Трофическая группа	Биомасса, кг/га (абс. сух. вес)	Число, г/га	
		видов	экземпляров
Сапротрофы			
гумусовые	1,57	5	6
подстилочные	2,57	30	163
в слое L	0,91	8	78
в слое F	1,45	17	63
на погребенной фракции	0,21	5	22
на опаде ели	0,37	5	102
герботрофы	0,02	1	8
филлотрофы	0,22	2	18
микотрофы	0,63	1	3
биотрофы	0,11	2	3
Симбиотрофы	9,46	30	24

волосистоосоковым, дает 54% биомассы грибов для типа леса. Еще больший процент (до 90) падает на симбиотрофы в молодняках за счет огромных плотностей особей при минимальном видовом разнообразии.

Нельзя отождествлять понятия количества видов и биомассы плодовых тел грибов. Даже для лесов одного возраста и состава, находящихся в близких биотопических условиях, соотношения этих параметров могут резко отличаться (Бурова, 1975б; Переведенцева, 1980; Сержанина, 1977а, б; и др.). Различия увеличиваются в зависимости от погодных условий сезона и экстремальности гидротермических показателей, в которых находятся лесные сообщества. Колебания биомассы плодовых тел макромицетов в многолетней динамике достигают огромных величин и выражены гораздо резче, чем в случае с количеством видов. Так, в липо-ельнике зеленчуково-волосистоосоковым за 4-летний период количество видов менялось в пределах 66–90, в то время как биомасса — от 8,2 до 16,9 кг/га (абс. сух. вес).

Как отмечалось выше, основные различия в биомассе макромицетов определяются периодичностью массового плодоношения мимбио- и ксилотрофов. Причины периодичности урожаев съедобных грибов обычно связывают с режимами влаги и температуры (Васильков, 1962, 1968; Русаков, 1968; Скрябина, 1974). Имеются даже попытки прогнозировать урожайность грибов (Матвеев, 1972; Зигангиров, 1975), но поскольку прогноз погоды у нас еще

не совсем объективен, постольку и предсказание урожая грибов не состоятельно.

При изучении зависимости запасов массы макромицетов от гидротермических показателей учитывают количество осадков, температуру воздуха и почв, предшествующих или совпадающих по времени с различной интенсивностью плодообразования. Однако совершенно не учитываются при этом физиологические циклы развития мицелия, которые, вероятно, играют ничуть не меньшую роль, чем погодные условия. По нашим наблюдениям, самые различные гидротермические условия сезона вызывают массовое плодоношение *Phallus impudicus*, *Hudnum coralloides*, *Piziza aurantiaca* с периодичностью соответственно 8, 5 и 10 лет. Речь идет именно о массовом, аспективном плодообразовании. Отдельные экземпляры этих видов встречались в годы и между циклами. Игнорирование физиологической цикличности плодоношения грибов вносит бесконечные разногласия в вопрос о ведущих факторах, определяющих урожайность грибов, а зачастую приводит и к необоснованным суждениям о редкости видов (например, при составлении "Красной книги").

Физиологическая цикличность урожая макромицетов в "чистом" виде должна проявляться только в годы, приближающиеся по количеству тепла и влаги к среднемуголетнему, в достаточной степени абстрактному, вегетационному сезону. Существенную поправку в этот ритм, безусловно, вносят погодные условия конкретного года, давая толчок к массовому плодоношению либо более ксерофильных, либо, наоборот, гигрофильных видов. Таким образом, вся группировка макромицетов в результате взаимозаменяемости отдельных видов остается стабильной и рассчитанной на максимальное обеспечение нормальной жизнедеятельности и продуктивной способности мицелия.

Рассмотрим характер цикличности плодоношения грибов на примере *Armillariella mellea*. Исследования проводились в лесах Подмосковья (Малинская биогеоценологическая станция ИЭМЭЖ АН СССР) в течение ряда лет — 1969—1980 гг. Прежде чем переходить к исследованию закономерностей массового развития карпофоров и факторов, определяющих их, необходимо остановиться на некоторых биологических особенностях самого гриба. Опенк *Armillariella mellea* (Fr.) Karst. — космополитный вид, обитающий на древесине более 200 видов автотрофных растений, в основном деревьев и кустарников. На территории СССР он встречается в различных природных зонах на видах хвойных и лиственных пород — ели, сосны, пихты, лиственницы, березы, осины, дуба, липы, клена, ясеня, каштана, яблони, сливы и т.п., а также на кустарниках — малине, крыжовнике, смородине (Черемисинов и др., 1970). В качестве источника пищи опенк, как представитель группы фа-

культативных паразитов, использует углеводы растительных тканей, в большинстве случаев камбия. Оптимальные условия для распространения ризоморфов и обилия плодовых тел опенка связывают с влажностью почв и концентраций кислорода в них (Morrison, 1976). Чем выше содержание O_2 и соответственно ниже содержание CO_2 , тем выше границы распространения ризоморфов в почве. Во влажных местообитаниях основная масса ризоморфов сосредоточена в верхнем 10-сантиметровом слое почвы. Развитие мицелия и ризоморфов в субстрате зависит также от содержания и соотношения в нем С и N. Причем повышенное содержание азота способствует развитию ризоморфов и стимулирует паразитарную активность опенка, а возрастание количества углерода вызывает активное разрастание воздушного мицелия и увеличение его массы, определяя сапротрофный образ жизни гриба (Rykowski, 1976).

В природных условиях опенок трофически может входить в группу микоризообразователей (у орхидных), сапротрофов и паразитов (Даддингтон, 1972). Учитывая политрофность, а также чрезвычайно высокое обилие мицелия и плодовых тел опенка, его можно отнести к одним из немногих видов грибов, обладающих максимально высокой степенью влияния на среду обитания и характеризующихся наивысшими показателями экологической функции. В связи с этим роль опенка в преобразовании органических веществ и трансформации энергии в лесных биогеоценозах трудно переоценить.

Вопрос о принадлежности *Armillariella mellea* к группе сапротрофных или паразитных дереворазрушающих грибов дискутируется в литературе до сих пор (Соколов, 1964; Смоляк, 1978; Dusanek, 1954; Georgevitch, 1926; Karpinski, 1954; Redfern, 1968). Большинство советских микологов и лесоводов относят опенок к факультативным паразитам. Мы разделяем эту точку зрения и считаем, что паразитизм опенка проявляется только в определенных, неблагоприятных для деревьев и кустарников условиях, когда они находятся в ослабленном жизненном состоянии (высокий уровень корневой конкуренции между деревьями за питательные элементы, влагу, свет, различного рода повреждения корней и стволов).

Нами изучалось распределение и обилие плодовых тел опенка в лесах Московской области, на территории Малинской биогеоэкологической станции ИЭМЭЖ АН СССР, где распространены елово-широколиственные (волосистоосоковые) леса, представляющие зональный тип растительности. Исследования проводили также в культурах сосны и ели, осинниках и березняках различного возраста. В них проводят санитарные рубки и рубки ухода. Небольшой процент территории, занятой в основном березовыми и осиновыми лесами, подвержен сплошным рубкам. Целью исследований явилось

изучение обилия плодовых тел и распределение опенка в различных местообитаниях в зависимости от гидротермических условий ряда лет — 1969—1980 гг. Опенк в эти годы встречался более или менее массово во всех изучаемых лесах возраста свыше 40 лет и на вырубках различного возраста. Максимальное обилие его отмечено во все годы на пнях и валеже ели и березы, сухостое ели, березы, дуба, ивы, лещины. Изредка в отдельные, особенно благоприятные для плодоношения годы отмечалось нахождение опенка на пнях, сухостое и у комля осины, черемухи, сирени. На древесине липы и клена плодовых тел гриба не найдено.

В качестве факультативного паразита опенок в изучаемых лесах встречается в основном на корнях и в прикорневой части стволов ели в 80—100-летних культурах ели, находящихся в стадии дигрессии. Плодоносит он здесь обильно, поднимаясь от комля и выступающих на поверхность корневых "лап" по стволу на высоту до 1 м. Напочвенный покров в этих лесах либо отсутствует, либо представлен кислицей и зелеными мхами с проективным покрытием 20—60%. Стоящие в рядах деревья (расстояние между рядами в среднем 5 м, в рядах между деревьями — 3 м) к вышеуказанному возрасту оказываются в условиях напряженной конкуренции, следствием чего является угнетенное, ослабленное состояние отдельных деревьев. В тканях таких особей происходят и физиологические изменения: снижается активность окислительно-восстановительных процессов, уменьшается количество аминокислот и глюкозидов в корнях деревьев (Rykowski, 1976). На выступающих корнях и у комлей деревьев, находящихся в более благоприятных экологических условиях (в зоне контакта культур с опушками, просеками, лесными дорогами), опят не обнаружено. Различные механические повреждения корневой системы деревьев, например при выкапывании почвенных разрезов, прокладке ловчих канавок для мышевидных грызунов, в первый же год вызывают массовое появление плодовых тел гриба в местах повреждения. Такая быстрая реакция вполне согласуется с данными Ю.Л. Смоляка (1978), определившего сроки появления плодовых тел опенка на мицелии, выросшем из спор, в 2—5 месяцев при пониженных температурах воздуха и субстрата (древесина ели, сосны), повышенной влажности и кислотности среды (рН 4,5—5). Аналогичные трофические и гидротермические условия создаются под пологом старовозрастных культур ели (Карпачевский, 1977; Бурова, 1978а).

Реже опенок встречается на живых деревьях березы и дуба, находящихся на грани возрастного уровня жизни или поврежденных механически жуками-короедами и т.п. В качестве субстрата он использует отмершие части коры. Иногда в отдельные годы массового плодоношения опенок встречается на живом подросте ели,

березы, дуба, на деревьях второго яруса и кустарниках подлеска — ели, лещине, ивах, в загущенных ценозах или под пологом сомкнутых древостоев (сомкнутость 0,7–0,9). Так, например, в культурах сосны 80-летнего возраста опенок поражает корневую систему ели, встречается на подросте дуба, обильно плодоносит на усыхающих кустах лещины и ивы, находящихся под пологом сосны, но саму сосну не заражает. По-видимому, это объясняется либо отсутствием сосновой "формы" опенка паразитного образа жизни, либо особой устойчивостью сосны, находящейся не в типичных для нее условиях обитания на богатых суглинистых почвах.

Таким образом, опенок как факультативный паразит выступает в исследуемых лесах индикатором угнетенного состояния деревьев и способствует выпадению их из древостоя (изреживанию), выполняя роль санитара и регулятора видового состава и численности автотрофных растений. При выпадении отдельных деревьев образуются окна в древесном пологе, изменяются экологические условия для рядом стоящих деревьев: увеличивается область питания корневой системы, большее количество осадков проникает к поверхности почвы, изменяются структура радиации, видовой состав и строение напочвенного покрова. Проникновение ультрафиолетовой части радиации к поверхности выступающих "лап" и прикорневой части стволов может служить причиной подавления паразитарной активности опенка. Отсутствие плодовых тел гриба на живых деревьях ели в старовозрастных культурах, сложенных этой породой вокруг выпавших деревьев, может послужить примером сказанного выше.

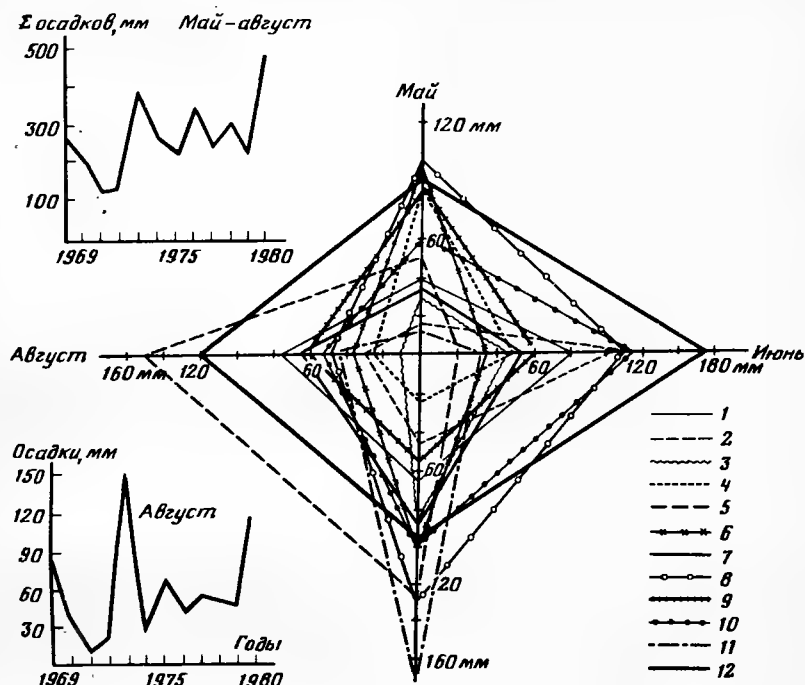
Более типичным в исследуемых лесах является сапротрофный тип развития опенка. Часто он встречается на пнях и валеже под пологом леса и на вырубках. Пни лиственных пород заселяются грибом обычно в первый же год существования независимо от того, было дерево поражено паразитной формой опенка или не было. После рубки ели, если она не была поражена грибом, появление плодовых тел наблюдается не ранее чем через 2 года и развивается на пнях в течение 3–4 лет. На вырубках в просеках опенок плодоносит в течение 10–15 лет до почти полной деструкции древесины, скорость которой определяется экологической обстановкой данного местообитания и участием других редуцентов.

На протяжении 1969–1980 гг. наблюдалось наряду с редким и единичным появлением опенка в определенных местообитаниях и определенном субстрате массовое плодоношение. Интенсивность плодобразования опенка оценивалась нами по трем градациям — слабое, среднее и массовое. Ниже приводится характеристика этих степеней обилия. Слабое плодоношение — это единичная встречаемость грибов только сапротрофной формы, в основном наблюдаемое на вырубках (на пнях хвойных и лиственных пород,

на одном из 10 обследованных). Для средней градации характерно наличие плодовых тел сапротрофной формы опенка в лесах и вырубках на 2—4 пнях из 10 обследованных и валеже хвойных и лиственных пород. Паразитная форма встречается единично в загущенных древостоях. Массовое плодоношение характеризуется появлением огромного количества карпофоров сапротрофной формы (на 8—10 пнях из 10) во всех местообитаниях и образованием скоплений плодовых тел на корнях и комлях живых деревьев (паразитная форма).

Сроки начала плодоношения опенка в исследуемых лесах колеблются в интервале 10 дней, с 26 августа по 7 сентября. Исключение составил 1972 г., необычайно жаркий и сухой, когда появление единичных карпофоров опенка зарегистрировано 18 сентября после выпадения дождей и накопления достаточной влажности субстрата. Многие авторы связывают годы обильного плодоношения опенка с резкими перепадами температуры воздуха (понижением) и увеличением количества осадков, вызывающим высокие показатели относительной влажности воздуха (Горленко, 1971; Смоляк, 1978; Соколов, 1964; Черемисинов и др., 1970). Исходя из этого, мы в качестве факторов, влияющих на интенсивность плодоношения опенка, изучали погодичное количество осадков в течение вегетационного периода, т.е. изменения уровня влажности субстрата до средних сроков появления плодовых тел (к 1 сентября), количество выпавших осадков подекадно в августе, а также сумму положительных температур, накопленных к 1 сентября, изменения средних, минимальных и максимальных температур ежемесячно и подекадно.

Рассмотрим вначале зависимость интенсивности плодоношения опенка в связи с погодичными изменениями температурного режима. На рис. 6 показана величина, отражающая отношение результирующей накопленных положительных температур четырех месяцев — май—август — к сумме температур за эти месяцы. Она указывает на равномерность накопления тепла; и чем ближе к 0, тем равномернее распределены температуры в течение исследуемого периода. Абсолютная величина результирующей колеблется от 25 до 320° соответственно в 1979 и 1972 гг. Максимальное количество накопленных температур в июне наблюдалось только в 1969 г., в июле — в 1973, 1974, 1975, 1977 и в 1979 гг., в августе — в 1970, 1971, 1972, 1976, 1978, 1980 гг. Как видно из рис. 6, накопление температур происходит с выраженными колебаниями минимума и максимума, период колебаний составляет два года. На этом же рисунке отмечены годы с массовым плодоношением опенка. Корреляции между этими явлениями не наблюдается, т.е. периоды колебаний суммы накопленных положительных температур и интенсивность плодоношения опенка не совпадают. Были рассмотре-



Р и с. 6. Амплитуда колебаний выпавших в 1969–1980 гг. осадков

1 – 1969 г.; 2 – 1970 г.; 3 – 1971 г.; 4 – 1972 г.; 5 – 1973 г.; 6 – 1974 г.; 7 – 1975 г.; 8 – 1976 г.; 9 – 1977 г.; 10 – 1978 г.; 11 – 1979 г.; 12 – 1980 г.;

ны и показатели накопленных к 1 сентября положительных температур. К этому сроку величина суммы во все резко различные исследуемые годы остается почти стабильной и равняется 2000–2500°. Различия в ходе теплового режима наблюдаются только за период март–конец июня, а далее кривые почти совпадают. Исключение составляет экстремальный по температуре 1972 г. Месячные и подекадные средние, максимальные и минимальные температуры вегетационного периода не дают оснований для каких-либо связей между плодоношением опенка и их величиной. Можно лишь отметить, что массовому появлению плодовых тел соответствуют величины абсолютного минимума температур -1° – $+3^{\circ}$, а абсолютного максимума $+18^{\circ}$ – $+22^{\circ}$ (в августе месяце).

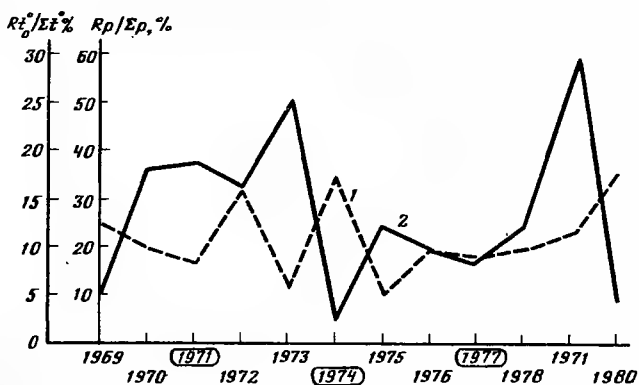
Как было отмечено, наиболее резкие различия в накоплении суммы положительных температур наблюдаются в весенние месяцы, и особенно в апреле. Амплитуда колебаний этой величины по

годам достигает 275° , однако массовому плодоношению опенка соответствуют значения суммы положительных температур в довольно узких пределах — $80-90^{\circ}$. Это единственная закономерность, которую можно отметить при рассмотрении зависимости плодоношения опенка от температурного режима.

Количество выпавших осадков в исследуемые годы резко отличается в своем распределении по месяцам, декадам и сумме к 1 сентября (см. рис. 6). Такого четкого и ритмичного колебания минимума и максимума, которое было отмечено для накопленных положительных температур, в случае с осадками не наблюдается. Об этом свидетельствуют данные, представленные на рис. 7. Отношение результирующей четырех месяцев к сумме осадков, выпавших за эти месяцы, указывает на резко выраженную неравномерность в их выпадении. Причем никакой зависимости между массовым плодоношением опенка и распределением осадков не наблюдается. Однако можно отметить, что периодам обильного плодообразования соответствует более или менее равномерное распределение осадков, например такое, как в 1974 г. (рис. 8), когда величина отклонения не превышает 5—8% в различные месяцы. Между абсолютным количеством осадков, выпавших к началу плодоношения опенка, а также ежемесячным и подекадным их режимом и появлением карпофоров опенка зависимости не найдено. Некоторую информацию о связи этих явлений дает количество осадков, выпавших в последнюю декаду августа, перед непосредственным началом плодоношения. Сумма их колеблется от 3 до 5 мм в 1971, 1974 и 1977 гг. и 32 мм в 1980 г.

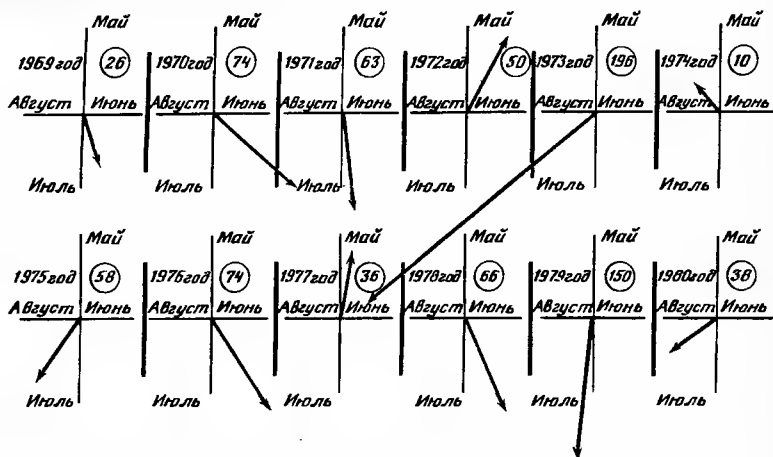
Одновременное рассмотрение распределения температур и осадков в связи с характером плодоношения опенка показывает, что годы массового появления плодовых тел характеризуются довольно резкими различиями в показателях суммы накопленных положительных температур и количества выпавших к 1 сентября осадков (см. рис. 6). В 1971 г. максимальное количество осадков выпало в июле на фоне равномерного накопления температур (отклонение — 9% в августе), следующий год массового появления опенка — 1974, характеризуется жарким июлем при влажном июле, 1977 — максимально влажным июнем и жарким июнем и, наконец, 1980 — наивысшими показателями суммы положительных температур и осадков в августе (см. рис. 6).

Периодичность массового развития опенка, как видно из рис. 6, составляет три года и не совпадает с рассмотренными показателями теплового режима и режима влажности местообитаний в годы, более или менее приближающиеся к среднегодовым по распределению осадков и суммы накопленных положительных температур. По-видимому, 3-годовой цикл максимального плодоношения опенка связан с иными причинами, например с физиологи-



Р и с. 7. Количество осадков, суммы положительных температур и плодоношение *Armillariella mellea*

Rt° — результирующая температуры месяцев (май–август); Rp — результирующая осадков тех же месяцев, мм; Σt° — сумма положительных температур, накопленных к 1 сентября; Σp — сумма осадков, выпавших к 1 сентября, мм; 1 — $\frac{Rt^\circ}{\Sigma t^\circ}$ %; 2 — $\frac{Rp}{\Sigma p}$ %. Кругами отмечены годы массового плодоношения опенка



Р и с. 8. Величина и направленность результирующей осадков (май–август) в различные годы исследования

Цифра в круге — результирующая осадков (май–август), мм. Масштаб: 1 см = 20 мм

ческими особенностями развития гриба, т.е. накоплением достаточного количества веществ и энергии в мицелии. В экстремальные по температуре или влажности годы появление и обилие карпофоров опенка не соответствуют указанному периоду и находятся в зависимости от характера лимитирующего фактора. Такое явление было отмечено в 1971 и 1981 гг., характеризующихся отклонением средних температур июля-августа на $5-10^{\circ}$.

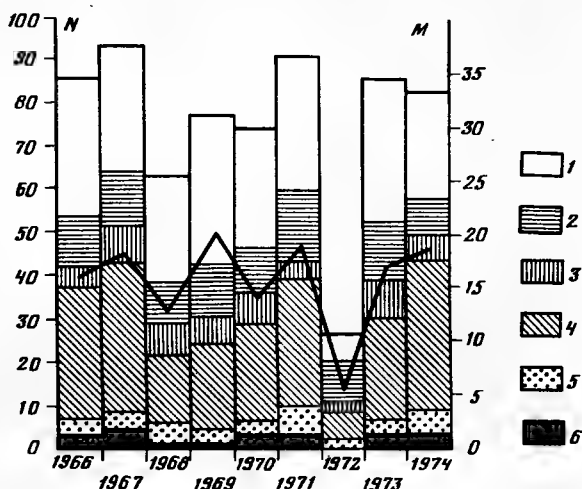
Таким образом, обилие плодовых тел опенка не связано ни прямой, ни обратной корреляцией с температурным режимом и количеством выпавших осадков (к 1 сентября).

Как видим, цикличность массового плодоношения опенка осеннего составляет три года. Такой же ритм развития для ксилотрофов отмечает и А.Н. Петров (1982) для лесных сообществ Саян. Конечно, этих данных недостаточно для каких-либо выводов, однако можно предположить, что отдельные виды, относящиеся к группе ксилотрофов, специализированных на деструкции биохимически однородного субстрата, накапливают достаточное для массового плодоношения количество веществ и энергии с периодичностью в три года.

Динамика плодоношения макромицетов зависит от сочетания многих био- и абиотических факторов. На рис. 9, 10 представлены результаты изучения многолетней динамики количественных показателей грибов, относящихся к различным трофическим группам на примере липо-ельника зеленомошно-волосистоосокового. Амплитуда колебаний биомассы равна 14,8 кг/га, т.е. приближается к среднемноголетним значениям массы плодовых тел. Такие различия определяются массой грибов в экстремальные по гидро-термическому режиму сезоны, каковыми оказался необычайно засушливый и жаркий (весна-осень) 1972 г. В основном же колебания урожайности грибов находятся в пределах $5-6$ кг/га для лесов Подмосковья. Чередования минимума и максимума общей биомассы совпадают по размерам цикличности с ходом накопления суммы положительных температур за период май-сентябрь (см. рис. 6). Поскольку основу биомассы составляют симбиотрофы (представители родов *Boletus*, *Leccinum*, *Lactarius*, *Russula*, *Tricholoma*, *Cortinarius*, можно сделать вывод, что период их массового плодоношения составляет в среднем два года.

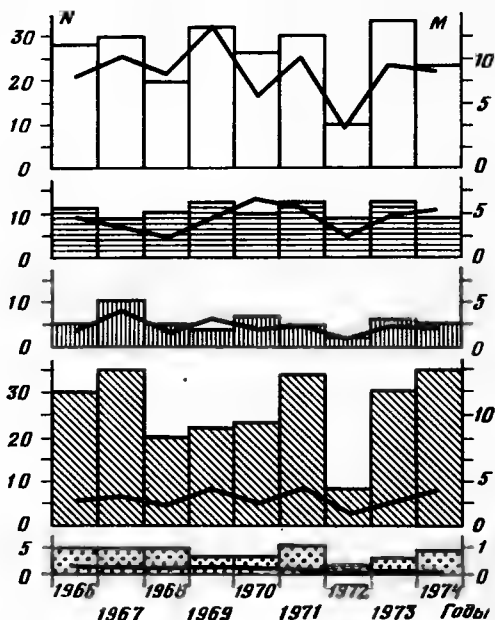
Наибольшей стабильностью видового состава, численности и массы обладают ксилотрофы и гумусовые сапротрофы (см. рис. 9), мицелий которых не испытывает в силу своего пространственного положения таких резких колебаний температуры и влажности, присущих, например, верхним слоям подстилки. Кроме того, ксилотрофы, как известно, имеют специфические адаптивные приспособления для перенесения неблагоприятных условий.

Самой стабильной в отношении количества видов и массы ока-



Р и с. 9. Динамика трофической структуры и биомассы группировок макромицетов (липо-ельник зеленомошно-волосистоосооковый)

Число видов: 1 — симбиотрофов; 2 — ксилотрофов; 3 — гумусовых сапротрофов; 4 — подстильных сапротрофов; 5 — сапротрофов на опаде; 6 — грибов других трофических групп. Жирной кривой обозначена масса микромицетов, кг/га (абс. сух. вес); N — число видов; M — масса грибов



Р и с. 10. Динамика трофической структуры и биомассы группировок макромицетов (липо-ельник зеленомошно-волосистоосооковый)

Обозначения те же, что и на рис. 9

зывается группа сапротрофов на опаде. Эфемерность появления плодовых тел с постоянно высокой численностью, небольшое видовое разнообразие, а также способность к почти моментальной реакции на изменения ведущего фактора — относительной влажности воздуха и соответственно влагообеспеченности субстрата — являются причиной такого рода стабильности. Необходимо отметить еще и важную особенность плодовых тел сапротрофов на опаде (*Marasmius bulliardii*, *Micromphale perforans*): на субстрате постоянно присутствует в "увявшем" состоянии большое количество хрящеватых ножек карпофоров с зачатками шляпок. При повышении относительной влажности приземного слоя воздуха до 70–80% они тут же восстанавливают тургор тканей с минимальной затратой на этот процесс веществ и энергии (Бурова, 19786).

Симбиотрофы и подстилочные сапротрофы, обладая максимальным видовым разнообразием, более всех остальных групп подвержены колебаниям количества видов и массы карпофоров. Казалось бы, должно наблюдаться обратное явление: чем больше видов в той или иной трофической группе, тем стабильнее показатели массы их плодовых тел, поскольку всегда найдутся виды, реализующие в определенных, неблагоприятных для остальных грибов условиях возможности максимального плодообразования. Однако для симбиотрофов и подстилочных сапротрофов этого явления не наблюдается.

Напочвенные сапротрофы, постоянно имеющие неограниченное количество субстрата — источника вещества и энергии, адаптированы к сукцессионной этапности преобразования мертвого органического вещества и более всего подвержены погодным изменениям. На рис. 11 показана фенология сапротрофов рода *Мусена* — основных видов, участвующих в деструкции подстилки хвойно-широколиственных лесов. Одни виды, специализированные на разложении биохимически специфического субстрата, четко сменяют друг друга во времени, другие, фенологически совпадающие, за-

Р и с. 11. Фенологическое развитие видов *Мусена* в липо-ельнике зелено-мошно-волосистоосоковой

Парцеллы: а — елово-липовая; б — елово-щитовниковая; в — елово-зеленомошная; г — елово-волосистоосоковая; д — хвоцкая в окне древесного полога; е — осиновая с густым еловым подростом; ж — массовое развитие вида; 1 — *Muscena chlorinella* (Lge) Sing.; 2 — *M. sanguinolenta* (Fr.) Kumm.; 3 — *M. vulgaris* (Fr.) Kumm.; 4 — *M. alcalina* (Fr.) Kumm.; 5 — *M. rubromarginata* (Fr.) Kumm.; 6 — *M. rosella* (Fr.) Kumm.; 7 — *M. lineata* (Fr.) Kumm.; 8 — *M. flavoalba* (Fr.) Quel.; 9 — *M. delicatella* (Pk.) Sing.; 10 — *M. amygdalina* (Pers.) Sing.; 11 — *M. stylabates* (Fr.) Kumm.; 12 — *M. crocata* (Fr.) Kumm.; 13 — *M. tenerima* (Berk.) Sacc.; 14 — *M. mucor* (Fr.) Gill.; 15 — *M. epipterygia* (Fr.) S.F. Gray; 16 — *M. speirea* (Fr.) Gill.; 17 — *M. inclinata* (Fr.) Quel.; 18 — *M. vitilis* (Fr.) Quel.; 19 — *M. fellea* (Fr.) Kuehner

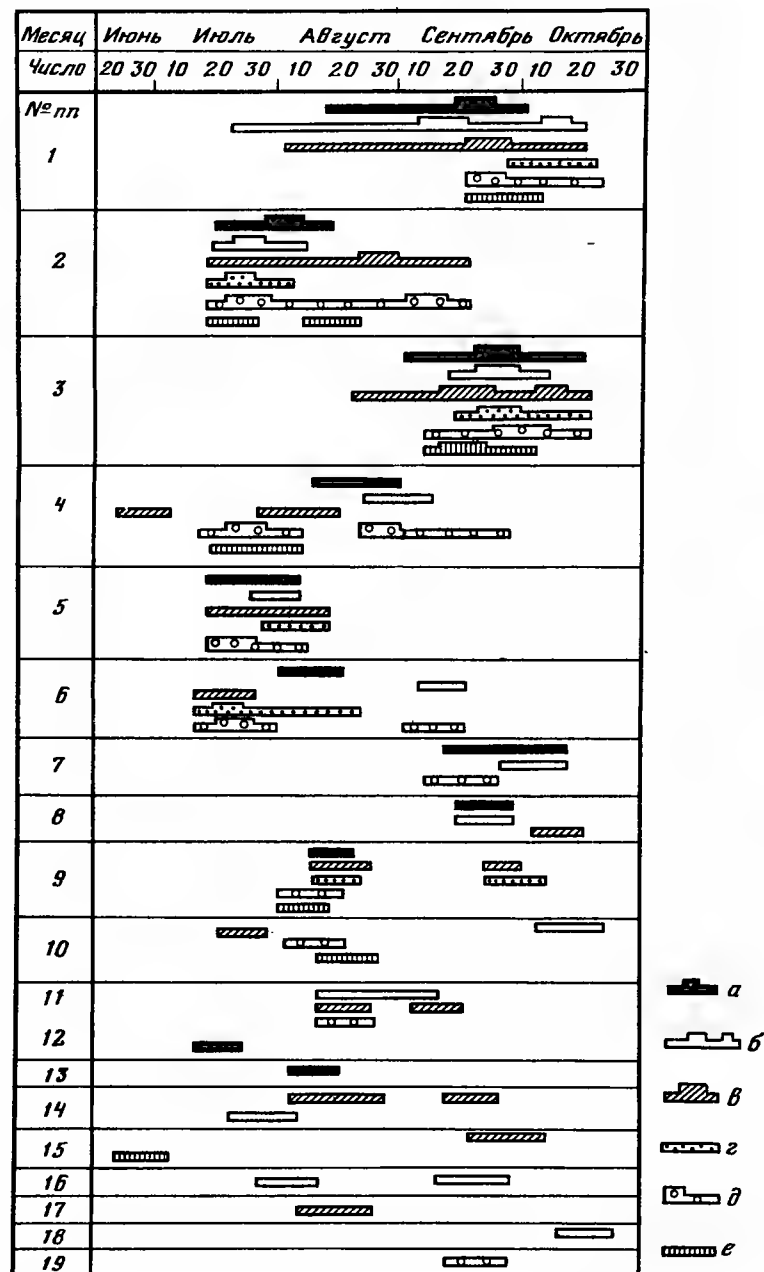


Таблица 15

Динамика числа видов и массы (кг/га, абс. сух. вес) макромицетов различных трофических групп в 90-летних культурах сосны и ели (по данным 1975 г.)

Дата наблюдений	Число видов				Число видов				Масса плодовых тел	
	всего		симбиотрофов		напочвенных сапротрофов		ксилотрофов		ельник	сосняк
	ельник	сосняк	ельник	сосняк	ельник	сосняк	ельник	сосняк		
Июнь										
18	4	7	1	0	3	6	0	1	0,02	0,01
25	3	4	2	1	1	3	0	0	0,04	0,02
Июль										
2	0	5	0	1	0	4	0	0	0	0,04
9	3	6	2	0	1	4	0	2	0,07	0,04
16	4	2	4	0	0	1	0	1	0,08	0,05
28	8	11	2	2	6	7	0	2	0,08	0,18
Август										
6	9	6	4	4	6	1	0	1	0,35	0,67
12	16	15	14	6	2	6	0	3	1,46	0,84
19	12	15	6	7	6	7	0	1	0,34	0,24
26	10	4	9	2	1	1	0	1	1,12	0,12
Сентябрь										
2	2	7	2	2	0	5	0	0	0,03	0,01
9	11	12	7	4	2	6	2	2	0,23	0,05
16	26	24	10	9	14	12	2	3	1,05	8,00
23	27	13	3	1	24	8	1	3	1,25	0,64
28	18	24	2	2	14	20	2	2	1,43	0,35
Всего	98	64	34	15	50	38	12	14	7,54	10,90

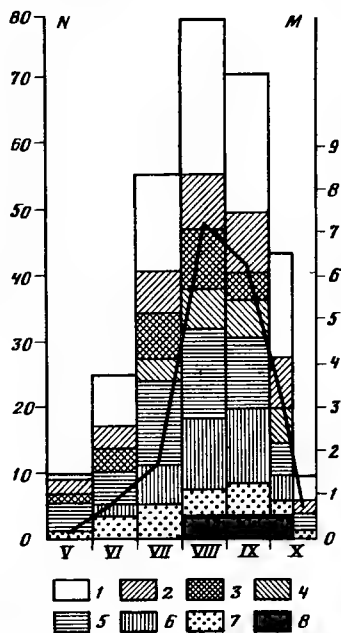
нимают пространственно разграниченные (горизонтально или вертикально по слоям подстилки) экологические ниши. Тот же принцип сезонного развития присущ и большинству ксилотрофов, однако ограниченность массы субстрата (валеж, пни), узкая специализация на разложение органических соединений и их дефицит вносят существенные поправки в фенологическое развитие ксилотрофов, выражающееся в более замедленной, чем у сапротрофов опада и подстилки, реакции на изменения гидротермического режима.

Сапротрофы на опаде и подстилочные, мицелий которых приурочен к самому верхнему слою подстилки, появляются в июне-июле по мере поступления свежего опада и соответствующей им стадии биохимического состояния прошлогоднего. В табл. 15 представлены результаты исследований сезонного развития макромицетов

различных трофических групп в старовозрастных культурах сосны и ели в Подмоскowie.

Сезонная динамика биомассы и количества видов грибов характеризуется постепенным (с мая) нарастанием показателей, достигая максимальных значений в августе—начале сентября, а затем резким или медленным в зависимости от конкретных условий сезона спадом (рис. 12, 13). Заканчивается плодоношение всех представителей трофических групп макромицетов в октябре, редко — в начале ноября. Самыми холодостойкими являются некоторые виды ксилотрофов и симбиотрофов. Среди грибов других трофических групп только отдельные экземпляры сохраняются до конца октября, например *Muscena vulgaris*, имеющая слизистое покрывало.

Нарастание биомассы грибов в условиях Подмоскowie идет с некоторым отставанием от увеличения количества видов (см.



Р и с. 12. Сезонная динамика трофической структуры и биомассы макромицетов (липо-ельник зеленомошно-волосистоосоковый)

Число видов: 1 — симбиотрофов; 2 — ксилотрофов; 3 — гумусовых сапротрофов; 4 — подстилочных сапротрофов слоя L; 5 — подстилочных сапротрофов слоя F; 6 — сапротрофов на опаде; 7 — сапротрофов на погребенных фракциях опада (шишках, коре, ветвях); 8 — грибов других трофических групп. Жирной кривой обозначена биомасса макромицетов, кг/га (абс. сух. вес); N — количество видов; M — биомасса грибов

Р и с. 13. Сезонная динамика макромицетов (липо-ельник зеленомошно-волосистоосоковый)

Обозначения те же, что и на рис. 12

рис.12). В регионах, характеризующихся резко выраженным лимитом тепла (на севере) и влаги (на юге), это явление сведено к минимуму. Сроки роста, увеличения размеров и массы плодовых тел грибов укорачиваются здесь в сравнении с Подмосковьем в два-три раза. Реакция мицелия макромицетов всех трофических групп на дефицитные тепло и влагу почти моментальная, как у эфемерных сапротрофов на опаде в условиях умеренного климата. По данным микологических исследований, проведенных нами на островах Кандалакшского заповедника (Заполярье) в течение трех лет, лишь один из них — 1981 г. с высокими относительно среднеемноголетних показателей температурами воздуха в конце июля—начале августа оказался урожайным для грибов. Численность

плодовых тел симбиотрофов (*Russula decolorans*, *Lactarius rufus*, *Cortinarius mucosus*, *Leccinum testaceoscabrum*, *L. vulpinum*) достигала 10 экз./м², а их масса — 80–100 кг/га (абсолютно сухой вес). Такого же порядка цифры характеризуют биомассу грибов и при лимите влаги, например в искусственных лесных насаждениях полупустыни (Бурова, Нездоймино, 1980, 1983).

Рассмотрим несколько подробнее особенности фенологического развития макромицетов в условиях резко выраженного дефицита влаги. Микологические исследования с этой целью проводились нами на территории Джаныбекского полупустынного стационара Лаборатории лесоведения АН СССР весной 1978 и осенью 1979 гг. Стационар находится в северной части Прикаспия, занятой в основном глинистой полупустыней с четко выраженными элементами мезорельефа: лиманами (относительная глубина 2–3 м), падьями (относительная глубина 1–1,5 м) и межпадинными равнинами. Большие падьи и лиманы занимают 12–15% всей территории и характеризуются периодически промывным режимом почв, способствующем вымыванию легкорастворимых солей. Здесь хорошо развит злаково-разнотравный покров с отдельными, редко встречающимися кустами спиреи. Межпадинная равнина отличается от описанных выше элементов рельефа развитием солонцового комплекса (с преобладанием солончаковых солонцов), развитым травяным покровом из мятлика живородящего, полыни черной и прутняка. В блюдцеобразных западинах доминируют ковыли и люцерна. Климат района исследований засушливо-континентальный с резкими суточными и сезонными перепадами температуры. Средняя годовая сумма осадков 280 мм, примерно половина их выпадает в теплое время года. Отличительной чертой климата является большое количество сухих дней с относительной влажностью до 30%.

Лесные насаждения стационара, являющиеся одним из этапов мелиорации, рассчитаны на дополнительное увлажнение с целью расселения солонцов и повышение влагообеспеченности растений в глинистой полупустыне. Они расположены на почвах больших падьей и представлены широкими полосами (60 м) с межполосными пространствами в 300 м, а также узкими 1–2-рядными полосами с распаханymi межполосными пространствами. Основные посадки произведены в 1951–1954 гг. и состоят из вяза мелколистного и гладкого, дуба черешчатого, различных видов тополей, ясеня, березы, яблони, груши, лоха. В дендропарке, расположенном в падье непосредственно на территории стационара и занимающем площадь 8 га, размещены куртины и чистые культуры около 120 видов деревьев и кустарников (береза, дуб, ясень, вяз, различные виды клена, тополя, яблони т.д.).

Вегетация большинства видов растений и образование плодовых

тел макромицетов здесь ограничены в связи с очень жарким и сухим летом двумя кратковременными периодами — весенним (май—начало июня) и осенним (с середины сентября до заморозков). Оба периода характеризуются достаточной влагообеспеченностью почв за счет талых вод и выпадающих осадков. За период наблюдений выявлено 94 вида грибов, представленных шестью трофическими группами. Видовой состав, фенология и распределение макромицетов приведены в табл. 16. Сравнительный анализ списков осенних и весенних грибов показывает, что виды, развивающиеся в оба фенологических периода, принадлежат в основном к двум трофическим группам — гумусовым сапротрофам и микоризообразователям. Коэффициент общности по Жаккару — 18%. Характерны для весны и осени *Agaricus arvensis*, *A. campestris*, *Leucoagaricus macrorhizus*, *Macrolepiota exoriata*, *Tricholoma cingulatum*, *Hebeloma mesophaeum*, *Paxillus involutus*.

Количество видов в полупустыне, приуроченных осенью и весной к западинам и обочинам дорог, резко падает с 12 (весной) до 6 (осенью). В то же время обилие грибов осенью настолько велико, что масса их превышает величину, образованную весенними видами. Особенно многочисленны (до 15 экз./м²) плодовые тела *Lepiota alba*, *Leucoagaricus macrorhizus*, *Macrolepiota exoriata*. Последний вид, встречающийся весной только в лесонасаждениях, осенью "выходит" из-под полога деревьев на опушки и окраины дорог. Наличие этого и других видов грибов, общих для полупустыни и лесных насаждений (см. табл. 16), указывает на значительное уменьшение амплитуды колебаний температуры и влажности воздуха в осенний период между названными местообитаниями. Вследствие этого резко выраженное весной разделение на типично полупустынные и лесные виды осенью не наблюдается.

Обилие почти всех макромицетов, развивающихся в лесных насаждениях, за исключением ксилотрофов, осенью намного выше, чем весной. Увеличивается и число массовых видов (с 4 весной до 9 осенью). Одинаково обильны в оба фенологических периода *Paxillus involutus*, *Tricholoma cingulatum*, у остальных видов (*T. albatum*, *Boletus erythropus*, *Scleroderma citrinum*) максимум плодоношения приходится на осенний период.

Трофическая структура группировок макромицетов в лесных насаждениях от весны к осени меняется в следующем порядке: количество видов гумусовых сапротрофов и ксилотрофов резко падает (соответственно с 23 до 13 и с 18 до 6), несколько увеличивается количество микоризообразователей (табл. 17), копротрофы и подстилочные сапротрофы, оставаясь количественно в тех же границах, меняют видовой состав. Группа гумусовых сапротрофов отличается наибольшей стабильностью в отношении видового состава и обилия. Среди симбиотрофов пять видов с разорван-

ным во времени плодоношением различаются по массе и численности. К видам с выраженными признаками ксерофильности и развивающимся в массе весной относится *Rhodophyllus clupearus*; *Xerocomus chrysenteron*, образующий скопления плодовых тел до 10 экз./м² и встречающийся единично весной, относится к группе мезофильных макромицетов. Остальные виды характеризуются одинаковыми величинами обилия в оба периода и составляют группу грибов с широкой экологической валентностью в отношении климатических параметров. Наибольшую массу из них образует *Rhizoglyphus involutus* (0,9–1,3 кг/м²).

В дендропарке обнаружена половина всех видов. Специфичность видового состава грибов, развивающихся в условиях лесной обстановки, выражена гораздо резче весной (30% от всех найденных видов), чем осенью (20%). Это еще раз указывает на отмеченную ранее характерную особенность климата в полупустынях Северного Прикаспия. Меньшая, чем весной, амплитуда колебаний температуры и влажности воздуха и почвы между дендропарком, лесными полосами и полупустыней отражается в более широком распространении одних и тех же видов грибов. Особенно ярким примером могут служить насаждения березы в дендропарке и лесных полосах. Резко выраженная весной ксерофитность условий местообитания ограничивает видовое разнообразие грибов (3 вида), а более благоприятная обстановка осенью увеличивает их до 10 видов.

Число симбиотрофов в дендропарке весной и осенью почти одинаково (см. табл. 17). Коэффициент общности по Жаккару — 20%. В качестве показателя вполне сложившейся здесь лесной обстановки надо отметить массовое появление плодовых тел представителей родов *Amanita*, *Boletus*, *Cortinarius*, *Lactarius*, *Russula*. Большинство видов приурочено к дубовым насаждениям. В их распределении наблюдается групповой характер. Все они тяготеют к нераспаханным межполосным и подкроновым пространствам с хорошо развитой подстилкой и мощным гумусовым горизонтом, увеличивающим влажность субстрата. Отсутствие в лесных полосах, образованных дубом, таких видов, как *Amanita pantherina*, *Tricholoma sulphureum*, *Russula foetens*, указывает на различия условий обитания, сохраняющиеся даже в осенний период, и на мезофильность названных видов. Симбиотрофы в дендропарке продуцируют массу плодовых тел, достигающую величины 160–210 кг/га. Максимальный вклад вносят *Boletus erythropus*, *Rhizoglyphus involutus*, *Lactarius controversus* — виды, не специфичные для дендропарка, и обладающие подобным обилием в некоторых лесных полосах.

Группа гумусовых сапротрофов дендропарка в оба фенологические периода насчитывает одинаковое число видов, однако их видовое сходство минимально (16%). Представители группы подсти-

Видовой состав макромицетов и их распределение в лесных насаждениях Джаныбекского полупустынного стационара (Северный Прикаспий)

[illegible]

<i>Agaricus campestris</i> (Fr.)								x	x	Hu
<i>Agrocybe arenaria</i> (Pk.) Sing.								x		Hu
<i>A. arenicola</i> (Berk.) Sing.								x		Hu
<i>A. dura</i> (Fr.) Sing.							x			Hu
<i>A. sphaeromorpha</i> (Fr.) Fayod	x			x			x			Kop
<i>Amanita pantherina</i> (Fr.) Secr.								x		Ms
<i>A. vittadinii</i> (Mor.) Vitt.				x						Ms
<i>Clitocybe anisata</i> Vel. sensu Harmaja						x				Hu
<i>C. candicans</i> (Fr.) Kumm.							x		x	St
<i>C. cerrussata</i> (Fr.) Gill.								x		Hu
<i>Collybia dryophila</i> (Fr.) Kumm.	x									St
<i>Coprinus megaspermus</i> P.D. Orton	x		x	x		x			x	St
<i>C. micaceus</i> (Fr.) Fr.				x						Hu
<i>Cortinarius rigens</i> (Fr.) Fr.									x	Ms
<i>Cystolepiota hetieri</i> (Boud.) Sing.						x				Hu
<i>Hebeloma mesophaeum</i> (Pers.) Qué.	x							x	x	Ms
<i>H. populinum</i> Romagn.								x	x	Ms
<i>H. pumilum</i> Lge.								x		Ms
<i>H. sinapizans</i> (Fr.) Gill.								x		Ms
<i>H. sinuosum</i> (Fr.) Qué.	x		x	x				x	x	Ms
<i>H. versipelle</i> (Fr.) Gell.								x		Ms
<i>Inocybe olida</i> Maire						x		x	x	Hu
<i>I. patouillardii</i> Bres.	x									Hu
<i>Lepiota clypeolaria</i> (Fr.) Kumm. var. <i>laetispora</i>									x	Hu
<i>Kuehner</i> ex S. Wasser										
<i>L. alba</i> (Bres.) Sacc.								x		Hu
<i>L. helveola</i> Bres.									x	Hu
<i>L. rufipes</i> Morg.								x		Hu
<i>L. subincarnata</i> Lge.						x			x	St
<i>Leucoagaricus moseri</i> (S. Vasser) S. Wasser										Hu
<i>L. macrorhizus</i> Locq. ex Horak			x	x		x		x		Hu

Т а б л и ц а 16 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Leucopaxillus giganteus</i> (Fr.) Sing.						x									Hu
<i>L. rhodoleucus</i> (Romell) Kuehner						x									Hu
<i>Lepista personata</i> (Fr.) Cke.												x			Hu
<i>Macrolepiota exoriata</i> (Fr.) S. Wasser					x	x	x	x		x	x	x		x	Hu
<i>Marasmius wynnei</i> Berk. et Br.	x											x			Ed.
<i>Marasmiellus tricolor</i> (Fr.) Sing.												x			Gd
<i>Mycena flavo-alba</i> (Fr.) Quél.	x														St
<i>M. polyadelpha</i> (Lasch) Kuehner	x														St
<i>M. vitilis</i> (Fr.) Quél.	x														St
<i>Omphalina hepatica</i> (Fr.) P.D. Drton													x		St
<i>Panaeolus papilionaceus</i> (Fr.) Quél.				x											Kop
<i>Panus rudis</i> Fr.								x							Rd
<i>Pholiotina coprophila</i> (Kuehner) Sing.							x								Kop
<i>Psathyrella candolleana</i> (Fr.) Maire		x													Rd
<i>P. gordonii</i> (Berk. et Br.) Pearson et Dennis								x			x	x			Fd
<i>P. spadicea</i> (Fr.) Sing.								x							Rd
<i>P. subnuda</i> (Karst.) A.H. Smith							x								Hu
<i>Entoloma bussisedum</i> (Fr.) Donk												x			St
<i>E. clypeatum</i> (Fr.) Kumm.		x	x	x		x	x				x	x			Ms
<i>E. neglectum</i> (Lasch) Favre							x					x			St
<i>E. rhodopolium</i> (Fr.) Kumm.	x														Ms
<i>E. rusticoides</i> Gill.	x														
<i>Stropharia semiglobata</i> (Fr.) Quél.															St
<i>Tricholoma albatum</i> (Quél.) Maubl. et d'Astis	x				x				x					x	Kop
<i>T. cingulatum</i> (Fr.) Jacobasch							x	x			x	x			Ms
<i>T. populinum</i> Lge.							x					x			Ms
<i>T. sulphureum</i> (Fr.) Quél.												x			Ms

Таблица 17

Трофическая структура и фенология макромицетов в насаждениях древесных пород и в полупустыне

Трофическая группа грибов	Насаждения						Насаждения				Дендропарк		Полупустыня		Всего	
	дуба		вяза		тополя		березы		яблони							
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Симбиотрофы	2	7	2	4	3	7	0	5	1	1	12	13	0	0	15	19
Сапротрофы																
гумусовые	5	5	1	4	3	6	2	5	4	4	7	7	10	4	23	13
подстилочные	1	3	0	0	0	1	0	1	0	1	5	3	0	0	6	5
на опаде	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3
Ксилотрофы	3	1	3	1	5	2	0	0	5	1	5	2	0	0	18	6
Копротрофы	0	1	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	2	1	2	2
Итого	10	17	7	9	11	21	3	12	9	6	30	28	12	5	64	48

Примечание. Число видов грибов: 1 — весной, 2 — осенью.

лочных сапротрофов насчитывают осенью два вида против пяти весной.

Посадки древесных пород в лесополосах существенно отличаются по количеству видов, массе и трофической структуре в весенний и осенний периоды. Особенно ярко различия выражены в насаждениях дуба, тополя и березы. Осенью здесь количество видов и их обилие резко увеличиваются: в посадках тополя в два раза, березы — в четыре раза.

Таким образом, количественные показатели группировок макромицетов в условиях полупустыни контролируются лимитом влаги, выраженным весной гораздо резче, чем осенью.

Итак, масса плодовых тел макромицетов определяется трофической структурой группировок, характером плодоношения доминантных видов из групп симбио- и ксилотрофов и погодными условиями (соотношением тепла и влаги) конкретного сезона. В условиях умеренного климата (Подмосковья) она колеблется в довольно узких пределах — 15–20 кг/га (абсолютно сухой вес) и только экстремальные по сумме накопленного тепла и осадков за вегетационный период годы могут расширить эти пределы (6–40 кг/га). В регионах с выраженным лимитом тепла и влаги амплитуда колебаний массы плодовых тел в многолетней динамике достигает огромных величин: от почти полного отсутствия грибов до 100–200 кг/га, что соответствует 4–5-летнему урожаю в умеренном климате.

В плодоношении макромицетов в последнем случае наблюдается цикличность, обусловленная, по-видимому, физиологическими особенностями состояния мицелия. Для различных видов период циклов неодинаков и составляет 2–10 лет.

Масса карпофоров и мицелия макромицетов в лесных сообществах по расчетным данным может превосходить по величине фитомассу напочвенного покрова и составлять пятую часть от запасов мертвого органического вещества, заключенного в опаде и подстилке, из чего можно сделать соответствующий вывод о функциональном значении макромицетов в системе лесных сообществ.

ЭКОЛОГИЯ МАКРОМИЦЕТОВ РАЗЛИЧНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУПП

Экологический анализ группировок макромицетов не может быть построен на изучении условий развития только систематически хорошо исследованных групп грибов. Пройдет, вероятно, немало лет, прежде чем микологам удастся накопить достаточное количество необходимых сведений по экологии отдельных видов и таксонов более крупного ранга. Дефицит таких сведений определяет и разногласия специалистов в вопросах о критериях вида у грибов. Для эколога эта проблема не менее важна, чем для систематиков, так как только точная идентификация видов в природе может позволить собрать данные о закономерностях их развития и зависимости от условий среды обитания.

Сейчас в систематике грибов наблюдается период становления. Применение электронной микроскопии, биохимических и генетических принципов исследований позволило увидеть то, что для ранних этапов развития таксономии не было известно, например структуру поверхности гимения и тканей, оболочек спор и т.д. Принимая во внимание эти признаки микологи периодически по мере их накопления создают новые системы грибов, ставя перед собой цель — построение естественной системы. В результате некоторые виды объединяются, другие, наоборот, дробятся. Между тем экологические исследования, проводимые в природных условиях и параллельно в лабораторных, безусловно, могут дать ключ для объективного решения этих проблем и внести существенный вклад в теорию видов, различных форм взаимоотношений между ними (конкуренция, антагонизм и т.д.), в вопросы эволюции отдельных таксонов.

Жизнедеятельность и размещение макромицетов в лесных сообществах определяются целым рядом био- и абиотических факторов. Большинство микологов считают ведущими факторами влажность субстрата и его термический режим (Васильков, 1968; Васильева, 1973; Ганжа, 1959, 1962; и др.). Однако при всей важности их в жизни грибов они действуют, как и все остальные, только в совокупности и взаимосвязи друг с другом и корректируются физиологическими особенностями мицелия и биологией развития карпофоров. Так, например, в Подмосковье в начале июня обычно выпадает около четверти осадков от суммы их за вегетационный период май—октябрь, однако количество видов и обилие макромицетов в это время года отнюдь не максимально, так как температура воздуха и почвы большей частью отрицательны, подстилка и верхние горизонты почвы прогрелись недостаточно, а запасы

энергии и вещества в мицелии, по-видимому, недостаточны для репродукции карпофоров. Эксперименты, проведенные микологами в лабораторных условиях (Bohus, 1956), также доказывают, что не только от влажности субстрата зависит рост и развитие плодовых тел макромицетов, так как, по данным Г. Бохуса, мицелий может выдерживать длительное иссушение: жизнеспособность его после 2-месячного высушивания полностью сохраняется, а после полугодового высушивания — на 71%. Количество и частота выпадения осадков, безусловно, являются одними из важнейших факторов в развитии макромицетов, а для некоторых трофических групп — главным стимулятором плодообразования (сапротрофов на опаде, подстилочных сапротрофов, мицелий которых расположен в верхних слоях подстилки) при условии соответствия их фенологическим срокам развития. Никакие (даже самые обильные и продолжительные дожди) не могут вызвать плодоношения названных групп грибов ранее 20 июня (для лесных сообществ Подмосковья).

Многие микологи (Данилов, 1947; Васильков, 1968; Friedrich, 1936) связывают урожайность макромицетов с термическим режимом условий обитания, а именно с месячными колебаниями температуры воздуха и поверхностных слоев подстилки и почвы. Они отмечают, что жаркие и сухие периоды, предшествующие выпадению осадков, стимулируют плодообразование грибов. В условиях Подмосковья это справедливо в какой-то степени для симбиотрофов и некоторых ксилотрофов. Для развития подстилочных сапротрофов, по нашим наблюдениям (Бурова, 1977а, 1978а, 1979а), определяющей является температура на глубине 5 см, так как основная масса мицелия грибов этой группы расположена в слое 2—5 см. Температурный оптимум плодообразования макромицетов различных трофических групп лежит в неравнозначных пределах и часто не совпадает с оптимумом роста мицелия тех же видов (Bohus, 1956).

В условиях умеренного климата с достаточной обеспеченностью теплом и влагой (например, Подмосковье) довольно сложно ответить на вопрос о ведущей роли этих факторов. Для каждой группы грибов пределы валентности по названным факторам различны по величине и меняются в процессе многолетней динамики. О распределении, обилии и жизнедеятельности грибов можно судить на основании детального изучения комплекса факторов — фитоэлемента, микроклимата, скорости деструкционных преобразований субстрата, взаимоотношений с авто- и гетеротрофными организмами местообитаний макромицетов.

Пространственное размещение грибов в большой степени детерминировано древостоем, который определяет характер, свойства и границы лесных сообществ, их тепловой режим и режим влажност-

ти, запасы и интенсивность утилизации мертвого органического вещества, видовой состав и численность всех групп организмов, находящихся под пологом древостоя. Группа микоризообразующих грибов непосредственно связана с корнями деревьев, поэтому более остальных групп зависит от возраста и состава древостоя. Усложнение его структуры и увеличение видового разнообразия древесных пород приводит к существенным изменениям структуры группировок симбиотрофов и количественных характеристик плодовых тел грибов.

ЭКОЛОГИЯ СИМБИОТРОФОВ

Единственным источником энергии для облигатных симбиотрофов являются углеводы, получаемые ими в процессе симбиотических взаимоотношений от растений. Поэтому видовой состав, пространственное распределение, масса карпофоров и их фенологическое развитие прежде всего зависят от таксономической принадлежности, возраста и жизненного состояния симбионта. В предыдущих главах довольно подробно описан процесс формирования структуры микоризообразующих грибов в связи с почвенно-грунтовыми условиями, в которых находятся деревья, и обеспеченностью их минеральными элементами питания. Остановимся еще на некоторых особенностях развития симбиотрофов и их реакций на ряд условий обитания.

Как указывалось выше, особая роль в обеспечении симбионта почвенными элементами питания и водой принадлежит грибам в условиях их выраженного лимита. В таких случаях симбиотрофы выполняют функцию регулятора жизненного состояния деревьев, способствуя смягчению стрессовых реакций симбионтов, вызванных, например, различного рода антропогенными вмешательствами в жизнь лесных сообществ. В настоящее время из всех видов антропогенных сукцессий растительности на первый план выступают изменения, связанные с рекреационной деятельностью человека. Практически все леса, расположенные вокруг крупных городов, представляют собой биогеоценозы, находящиеся в различных стадиях дигрессии.

Рекреационные воздействия вызывают глубокие изменения исходного состояния лесных сообществ, включая все компоненты: они приводят к изменению видового состава и обилия травяного и мохового покровов, а иногда и к полному уничтожению некоторых видов, изреживанию подлеска, уменьшению мощности лесной подстилки (нарушению стратификации, частичному или полному ее уничтожению), а также к уплотнению верхнего горизонта почвы и изменению ее физических и химических свойств. Таким образом, основная тяжесть рекреационных нагрузок, в частности вытапты-

вание, приходится на нижние яруса сообществ и верхний, корнеобитаемый слой почвы, что приводит к нарушениям аэрации в нем и обнажению поверхностной корневой системы деревьев.

В связи с этим изменяется и пространственная структура симбиотрофов, масса карпофоров и их фенологические сроки развития. Для изучения этих изменений нами проводились исследования березняков, подверженных длительному рекреационному воздействию и не испытывающих рекреационных нагрузок (контроль). Исследованные березняки являются производными от коренного типа, характерного для района работ — ельника волосистоосокового. Оба они примерно одного возраста и расположены в плакорных условиях местообитания на хорошо дренируемом водоразделе рек Десны и Пахры (Московская область, Подольский район, Краснопахорский лесхоз). Почвы под ними дерново-среднеподзолистые на покровном суглинке. Первый ярус в контрольном березняке образован березой с единичной примесью осины и ели. Сомкнутость крон 0,4—0,5, средняя высота 21 м, средний диаметр 19 см (максимальный 36 см). Второй ярус очень редкий: высотой около 4 м, составлен елью, липой, дубом. Подлесок состоит из разрозненных кустов лещины высотой от 2 до 5 м и довольно большого количества растений крушины ломкой высотой от 1 до 2 м. Общее покрытие подлеска 0,2—0,3. В подросте встречаются ель (высота 0,2—1 м), осина, береза, дуб. Травяной покров хорошо развит, проективное покрытие 80%, доминант — осока волосистая. Поверхность почвы на 40% покрыта мхами. Моховой покров представлен отдельными пятнами, приуроченными в основном к разложившемуся валежу и выбросам крота. Преобладают зеленые лесные виды — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Mnium cuspidatum*, *Brachythecium starkei*, *B. salebrosum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. Подстилка мощностью 1—2 см, до 5—7 см у оснований деревьев. В ее сложении участвуют главным образом листья березы, осины, осоки волосистой, много мелких ветвей березы. Плотность почвы в контрольном березняке по всей поверхности не превышает 10 кг/см², в среднем — 5—6 кг/см².

Березняк, подверженный рекреационному воздействию, расположен вдоль Калужского шоссе в 100—200 м от г. Троицка и занимает площадь около 4 га. Интенсивное посещение привело к разреживанию и образованию в нем довольно плотных куртин подлеска с остатками травяно-мохового покрова. Растительный покров, почвы и подлесок в таких куртинах можно считать наиболее сохранившимися участками, дающими представление о первоначальном состоянии березняка. Зоны средней вытоптанности представляют собой двухъярусный фитоценоз, в котором первый ярус — древесный, второй — травяно-моховой. С увеличением нагрузки происходит дальнейшее уничтожение растительности и уплотнение поверх-

ностного слоя почвы. Появляются пятна, полностью лишенные растительности, сочетающиеся с участками, покрытыми угнетенной и рыхлой сорно-луговой растительностью. Эти площади можно охарактеризовать как выбитые поляны. И наконец, те участки, где проводятся массовые гуляния и игры, полностью лишены растительности и подстилки.

Рекреационные березняки сложены березой 80-летнего возраста, с единичной примесью осины и дуба. Сомкнутость крон 0,7–0,8, местами до 0,4–0,5. Средняя высота 22 м, средний диаметр 28 см (максимальный – 42 см). Возобновление древесных пород представлено небольшим количеством берез и дубов высотой от 50 см до 3–4 м. Подлесок развит неравномерно, состоит из отдельных кустов лещины высотой от 1 до 3–4 м, довольно большого количества экземпляров крушины ломкой и отдельных особей рябины. Травяной покров развит неравномерно и колеблется от 60–80% (проективное покрытие) в куртинах до 30–40% на вытопанных участках. Моховой покров практически отсутствует, и только в куртинах встречается несколько видов лесных мхов, приуроченных к околоствольным участкам деревьев, веткам, валежу (*Brachythecium curtum*, *Eurhynchium pulchellum*, *Plagiothecium denticulatum*).

Лесная подстилка покрывает почву очень неравномерно. В куртинах и у стволов ее мощность достигает 3–5 см, а запас в среднем 321,6 г/м², в зоне средней вытоптанности мощность слоя и запасы уменьшаются почти вдвое (табл. 18). Плотность почвы в куртинах и приствольных участках по величине приближается к контрольной, в зоне средней вытоптанности – 18–20 кг/см², на выбитых полянах под сохранившимся травяным покровом – 25–30 кг/см², на полностью выбитых полянах – 35–40 кг/см² и на тропах достигает максимума – 70 кг/см². Участки с различной интенсивностью рекреационного воздействия различаются между собой и по освещенности (см. табл. 18).

Микоценологические исследования в сравниваемых березняках показали существенные различия в видовом составе, распределении и запасах грибов всех трофических групп (Бурова, Трапидо, 1975). Основные различия касаются группы симбиотрофов. В контрольном березняке на их долю приходится около 42% от общего количества видов, а в рекреационном – более 72%.

Анализ данных, приведенных в табл. 19, показывает, что видовое сходство микоризообразователей (по Серенсону) составляет 0,43, т.е. в однопородных и одновозрастных сообществах, различающихся между собой только по фактору рекреационного воздействия, состав симбиотрофов неодинаков. Их несходство находится на уровне различий между типами леса, сформированными разными древесными породами. Из общих для березняков грибов

Т а б л и ц а 18

Биогеоценотическая характеристика березняка контрольного и березняка рекреационного

Объект исследования	Число видов трав	Проективное покрытие, %		Запас подстилки, г/м ²
		травяного покрова	мохового покрова	
Березняк контрольный	51	80	40	678,0
Березняк рекреационный	71			
куртины	49	70	10	321,6
зона средней вытоптанности	47	50	5-10	181,2
выбитые поляны	27	30	0	192,0
тропы	0	0	0	0

Т а б л и ц а 18 (окончание)

Объект исследования	Плотность почв, кг/см ²	Освещенность, % от открытого места	Число видов грибов	
			общее	симбиотрофов
Березняк контрольный	6,0	6,7	48	20
Березняк рекреационный			36	26
куртины	5-8	3,7	16	10
зона средней вытоптанности	18-20	13,7	23	21
выбитые поляны	30-40	15,4	3	3
тропы	50-60	14,2	1	1

большинство относится к экологически широковалентным видам (*Boletus edulis*, *Cantharellus cibarius*, *Paxillus involutus*, *Russula foetens*, *R. xerampelina*, *Xerocomus subtomentosus*. Все они в контрольном березняке появляются в характерные для них фенологические сроки развития. В пространственном распределении плодовых тел названных видов наблюдается рассеянно групповой характер и только виды рода *Lactarius* отличаются выраженной очаговостью размещения карпофоров. В отличие от контрольного в рекреационном березняке плодовые тела всех симбиотрофов распределены на поверхности почвы неравномерно. Основное количество плодовых тел приурочено к зоне средней вытоптанности; на выбитых полянах количество видов и обилие грибов резко

Таблица 19

Видовой состав симбиотрофов в березняках контрольном и рекреационном

Вид	Березняк	
	контрольный	рекреационный
Aphylophorales		
<i>Cantharellus cibarius</i> Fr.	x	x
<i>Hydnum repandum</i> Fr.	x	
Agaricales		
<i>Amanita muscaria</i> (Fr.) Hook.	x	
<i>A. vaginata</i> (Fr.) Vitt.	x	
<i>Cortinarius brunneus</i> (Fr.) Fr.	x	
<i>Entoloma rhodopolium</i> (Fr.) Kumm.	x	
<i>Laccaria laccata</i> (Fr.) Berk. et Br.	x	
Boletales		
<i>Boletus edulis</i> Fr.	x	x
<i>B. pulverulentus</i> Opat.	x	
<i>Leccinum scabrum</i> (Fr.) S.F. Gray	x	x
<i>Paxillus involutus</i> (Fr.) Fr.	x	x
<i>Xerocomus subtomentosus</i> (Fr.) Quél.	x	x
Russilales		
<i>Lactarius helvus</i> (Fr.) Fr.	x	
<i>L. flexuosus</i> (Fr.) S.F. Gray	x	
<i>L. torminosus</i> (Fr.) S.F. Gray	x	
<i>L. vellereus</i> (Fr.) Fr.	x	x
<i>L. volemus</i> (Fr.) Fr.		x
<i>L. violascens</i> (Otte) Fr.		—
<i>Russula adusta</i> (Fr.) Fr.	x	x
<i>Russula foetens</i> (Fr.) Fr.	x	x
<i>R. cyanoxantha</i> (Secr.) Fr.		x
<i>R. azurea</i> Bres.		x
<i>R. delica</i> Fr.		x
<i>R. fellea</i> (Fr.) Fr.		x
<i>R. flava</i> Romell		x
<i>R. calochroa</i> Fr.		x
<i>R. grisea</i> (Secr.) Fr.		x
<i>R. integra</i> Fr.		x
<i>R. ochroleuca</i> (Secr.) Fr.		x
<i>R. lutea</i> (Fr.) S.F. Gray	x	x
<i>R. lepida</i> Fr.		x
<i>R. paludosa</i> Britz.		x
<i>R. palumbina</i> Quél.		x
<i>R. xerampelina</i> (Secr.) Fr.	x	x
<i>Russula</i> sp.		x
Всего	20	24

сокращается, в на тропях найденный единственный вид — *Cantharellus cibarius* — поселяется на участках, совершенно лишенных напочвенного покрова, включая травяной, моховой покровы и подстилку. Плотность почв в этих участках достигает максимальной величины для типа леса — 60 кг/см^2 . Обращает на себя внимание возрастание видового разнообразия сыроежек в рекреационном березняке. Из 26 видов симбиотрофов здесь 17 относятся к роду *Russula*. Сходство видов с представителями рода *Russula*, развивающимися в контрольном березняке, — 0,38. Все они обладают довольно высоким обилием и характеризуются групповым распределением, что может, вероятно, расцениваться как показатель неустойчивости и повышенной динамичности рекреационного березняка. Особенно ярко это проявилось в благоприятный для развития макромицетов вегетационный период 1972 г., когда среднесуточные температуры июня были выше среднееголетних на $3,8^\circ$, июля — на $8,7^\circ$, августа — на $6,2^\circ$, а количество выпавших за сезон осадков было в 10 раз меньшим среднееголетних показателей. В этот экстремальный по гидротермическому режиму год в контрольном березняке не было найдено ни одного вида из группы симбиотрофов (Бурова, 1977а). Функцию водоснабжения деревьев в рекреационном березняке приняли на себя симбиотрофы, количество видов и плодовых тел которых в 1972 г. было более высоким в сравнении с другими годами, характеризующимися умеренными показателями тепла и влаги. Как и в экстремальных условиях обитания, например в искусственных лесных насаждениях полупустыни при выраженном лимите влагообеспеченности почв, так и в рекреационном березняке в 1972 г. грибы сбалансировали водный режим и поступление элементов питания в корни деревьев. В связи с этим видовое разнообразие симбиотрофов, и в особенности рода *Russula*, может служить индикатором рекреационного воздействия различной тяжести на леса; сформированные березой.

Аналогичная реакция древесных пород на различного рода антропогенные вмешательства наблюдается на опушках, лесных полянах и дорогах. Факторы повышенной освещенности, ухудшения обеспеченности деревьев элементами минерального питания, нарушения поверхностной корневой системы в названных ситуациях, каждый из которых способствует, с одной стороны, росту потребности деревьев в микоризообразовании, с другой — повышенной продукции сахаров как своего рода адаптации к неблагоприятным условиям обитания (Харли, 1963), могут служить причиной массового развития симбиотрофов.

В молодняках в период интенсивного формирования корневой системы и напряженной конкуренции за свет и элементы минерального питания грибы также "выходят" на опушки и образуют мно-

гочисленные скопления плодовых тел. Таким образом, увеличение количества видов и численности симбиотрофов можно считать реакцией деревьев на экстремальный по различным факторам характер их условий обитания (Бурова, 1974). При этом происходит специализированный отбор видов с широкой амплитудой колебаний по одному или ряду факторов, обеспечивающей микотрофность древесных пород не видовым разнообразием, а обилием мицелия и соответственно плодовых тел грибов. В лесных насаждениях Джаныбекского полупустынного стационара к таким видам относятся *Paxillus involutus*, *Lactarius torminosus*, *L. controversus*. Плодовые тела их сгруппированы в пятна с плотностью особей до 20–30 экз./м² и приурочены в основном к межполосным распаханым пространствам. Вспашка вызывает ежегодные нарушения поверхностной корневой системы деревьев и мицелия грибов. Известно, что механические повреждения мицелия в чистых культурах вызывают увеличение числа плодовых тел у сапротрофных грибов (Gramss, 1981). По-видимому, в естественных условиях это явление более распространено, чем принято считать в микологии. Поэтому умеренный сбор грибов, при котором нарушается количественное соотношение между мицелием и плодовыми телами, стимулирует плодообразование многих симбиотрофов. Таким образом, выраженное групповое распределение карпофоров микоризообразующих грибов в лесных сообществах, находящихся по различным причинам в неблагоприятных условиях обитания, является индикатором их неустойчивости и повышенной динамичности.

Подобное пространственное распределение характерно, как отмечалось выше, и для симбиотрофов рекреационного березняка, который по видовому составу и обилию грибов резко отличается от контрольного. Вообще сведения о микотрофности березы чрезвычайно противоречивы: одни считают ее высокомикотрофной породой (Черемисинов и др., 1970), другие, наоборот, маломикотрофной (Лобанов, 1971). Микологические исследования, проведенные в СССР, показывают, что ее способность образовывать в большей или меньшей степени микоризу, как, впрочем, и микотрофность других деревьев, находится в прямой зависимости от условий местообитания и в первую очередь от обеспеченности их минеральными элементами, доступности питательных веществ, гидротермического режима. В условиях Крайнего Севера, где наблюдается выраженный лимит или недоступность N, P, K в почвах, занятых березовыми лесами, береза проявляет себя как чрезвычайно высокомикотрофная порода; по мере улучшения почвенно-грунтовых условий ее микотрофность резко падает, достигая минимума на богатых почвах в зоне умеренного климата. Те же закономерности в способности образовывать микоризу просле-

живаются и для других древесных пород и их симбионтов (табл. 20). Особенно показательны в этом отношении ель, дуб, сосна, т.е. те породы, которые в силу своих биологических и экологических особенностей могут занимать крайне различные по почвенно-грунтовым и гидротермическим условиям местообитания.

Все реакции микоризообразователей на экологические факторы преломляются через их взаимоотношения с симбионтом. В процессе сопряженной эволюции у грибов выработался своеобразный ритм фенологического развития плодовых тел. Максимальное количество карпофоров появляется весной в период формирования листовой массы (у листопадных пород) и осенью, когда деревья должны накопить достаточное количество запасных веществ для перенесения неблагоприятных зимних условий. Различия между весенним и осенним слоями состоят, как правило, не в количестве плодовых тел симбиотрофов, а в их видовом разнообразии. Если весной микотрофность деревьев обеспечивается 2–5 видами, обладающими большими показателями обилия карпофоров, то осенью их количество резко возрастает и сопровождается обычно уменьшением численности плодовых тел каждого вида.

Динамика плодоношения симбиотрофов в фенологическом плане согласуется с динамикой содержания фосфора в подстилке и дерново-подзолистом горизонте почв. Максимальное количество карпофоров и P_2O_5 совпадают во времени и в пространстве. На рис. 14 показана зависимость между этими явлениями. Данные о динамике фосфора взяты из работ: Карпачевский (1977); Холопова (1982). В окновой парцелле, которую можно в некотором приближении считать аналогом опушек, наблюдается два пика максимума, соответствующих раннелетнему и осеннему слоям симбиотрофов. Дуб в условиях лесов Подмосковья маломикотрофная порода, по крайней мере по наличию плодовых тел симбиотрофов; и соответственно этому содержание Р под ним имеет вид выровненной кривой.

Безусловно, очень важную роль в развитии симбиотрофов играют и гидротермические особенности вегетационного сезона. По данным О.Э. Шишкиной (1979), коэффициент корреляции урожайности съедобных грибов в сосняках Красноярского Приангарья с осадками равен 0,68–0,95, с температурой почвы на глубине 10 см – 0,66–0,92. Обычно реакция массового развития симбиотрофов на осадки в соответствующие фенологические сроки наступает с некоторым отставанием и отличается по продолжительности от реакции представителей других трофических групп грибов. По нашим исследованиям, для лесов Подмосковья минимальная скорость реакции на осадки, выпадающие после более или менее продолжительной засухи в июле-августе, составляет

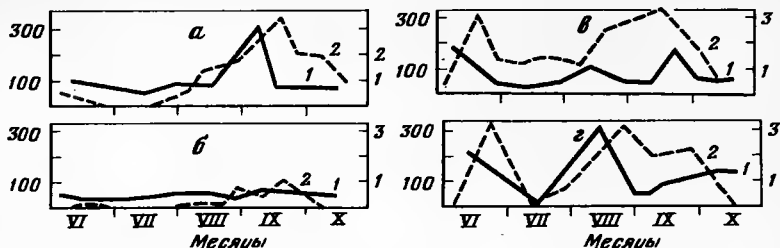
Таблица 20

Число видов симбиотрофов, образующих микоризу с древесными породами в различных районах СССР

Древесная порода	Район исследований				
	Хибины (Михайловский, 1975)	Карелия (Шубин, Крутов, 1979)	Эстония (Каламэ- зс, 1975)	Централь- ное Повол- жье (Ива- нов, 1983)	Средний Урал (Сте- панова, Сирко, 1973)
Ель	43	33	29	—	2
Сосна	45	71	31	82	33
Пихта	—	—	—	—	—
Кедр	—	—	1	—	2
Лиственница	—	—	5	—	7
Береза	103	50	17	61	36
Дуб	—	—	9	90	—
Бук	—	—	—	—	—
Осина	—	—	4	20	4
Ольха	—	—	2	9	—

Таблица 20 (окончание)

Древесная порода	Район исследований			
	Молдавия (Маник, 1982)	Грузия (На- хуцри- швили, 1975)	Приморский край (Ва- сильева, 1973)	Уссурийская область (Бу- лах, 19776)
Ель	—	73	13	33
Сосна	—	33	4	—
Пихта	—	14	27	18
Кедр	—	—	26	28
Лиственница	—	—	8	—
Береза	13	12	45	59
Дуб	108	43	108	12
Бук	52	81	—	—
Осина	—	4	4	—
Ольха	—	—	—	4



Р и с. 14. Динамика фосфора в горизонте A_1 дерново-подзолистых почв и массы карпофоров симбиотрофов вблизи эдификатора

а — ель; б — дуб; в — береза; г — осина; 1 — фосфор; 2 — симбиотрофы. По оси ординат: справа — абс. сух. вес симбиотрофов, г/м²; слева — содержание фосфора на 100 г ионита

для симбиотрофов: *Paxillus involutus* — 6 дней, *Russula delica* — 7; *Boletus edulis* — 9–10; для ксилотрофов: *Kuehneromyces mutabilis* — 5 дней, *Pluteus cervinus* — 8; для подстилочных сапротрофов: *Collybia confluens* — 4 дня, *Mycena lineata* — 3, *M. sanguinolenta* — 2; сапротрофов на опаде: *Mycena stylobates* — один день, *Marasmius bulliardii*, *Micromphale perforans* — 6–8 ч.

Однако в некоторые годы чисто погодные факторы могут сдвигать фенологические сроки плодоношения симбиотрофов. Так, в вегетационный сезон 1976 г. понижение дневной температуры в июле до 10–12° и постоянные моросящие дожди спровоцировали появление плодовых тел типично осенних видов — *Lactarius torminosus*, *L. nigra*. Отклонения в температуре и количестве осадков летом 1983 г. изменили все фенологические сроки развития симбиотрофов. Жаркая и влажная погода в июне-июле вызвала массовое развитие колосовиков и затянула их плодоношение на 1,5–2 месяца в отличие от среднемноголетнего (1,5–2 недели). Жаркая и сухая погода августа исключила полностью плодоношение всех симбиотрофов, связанных в своем фенологическом развитии с этим месяцем.

Таким образом, пространственное распределение, видовой состав, обилие и динамика плодоношения симбиотрофов являются функцией многих факторов условий обитания, и прежде всего систематической принадлежности возраста и жизненного состояния деревьев. Все реакции облигатных микоризообразующих грибов на абиотические факторы трансформируются через их взаимоотношения с симбионтами. В свою очередь, характер распределения и видовое разнообразие симбиотрофов являются индикатором условий обитания для деревьев, и в частности ухудшения их жизненного состояния в результате рекреационных воздействий. В таких случаях грибы значительно ослабляют величину стресс-

совой реакции деревьев на различного рода антропогенные вмешательства в жизнь лесных сообществ путем регуляции их водоснабжения и обеспечения элементами минерального питания, а также восстановления нарушенной поверхностной корневой системы. Микориза, выступая в роли фильтра или экрана потребляемых деревьями веществ, вероятно, исключает проникновение в ткани симбионта вредных соединений — токсикантов, таким образом сохраняя стабильность их жизненного состояния в оптимуме.

ЭКОЛОГИЯ КСИЛОТРОФОВ

Распределение, видовое разнообразие и обилие ксилотрофов является объективным показателем (индикатором) санитарного состояния лесных сообществ, интенсивности антропогенного вмешательства и проводимых в них определенных лесохозяйственных мероприятий. Основной принцип размещения дереворазрушающих грибов можно сформулировать так: чем больше доля участия растения-хозяина в древостое, тем более разнообразным комплексом грибов заселяется порода; по мере ухудшения эдафических условий местообитания для древесных и кустарниковых пород происходит обеднение видового состава трутовых, т.е. максимальный набор видов и их численность наблюдаются в высокопродуктивных лесах (Бондарцева, 1972; Мелик-Хачатрян, 1971; Паламарчук и др., 1974).

Жизнедеятельность ксилотрофов, как и представителей других групп макромицетов, связана с густотой насаждений, набором древесных пород, их возрастом, влажностью, освещенностью и температурой местообитаний и рядом биотических факторов. При этом ведущими являются наличие соответствующего субстрата и условий его влагообеспеченности и соответственно аэрации. Многие ксилотрофы политрофны в отношении питающего субстрата, поэтому способность переходить с одних древесных пород и кустарников на другие в значительной степени определяет их пространственное распределение.

Грибы группы факультативных паразитов поселяются обычно на ослабленных и поврежденных в результате различных антропогенных и биологических воздействий деревьях, однако занимают, как правило, омертвевшие участки стволов и сучьев (например, сухобочины, морозобойные трещины и др.), т.е. используют, по-видимому, только мертвое органическое вещество. Таким образом, по наличию и расположению плодовых тел на живом дереве они должны быть отнесены к паразитным грибам, а на самом деле трофически принадлежит к сапротрофам. Это явление довольно часто распространено в природе и наблюдается у ряда видов из *Agaricales*, занимающих экологические ниши на живых деревьях

и использующих в качестве субстрата отмершие части скелетной фракции деревьев (отслоившиеся куски коры на стволах и прикорневой части). Обычно эти местообитания благоприятны для грибов по гидротермическому режиму в результате повышенной влажности за счет стекания осадков по стволу и наличию моховых и лишайниковых эпифитных синузий, сохраняющих повышенную влажность субстрата в течение продолжительного времени. К видам, занимающим эти специфические экологические ниши, относятся, например, *Coprinus megaspermus*, *Mycena polygramma*, *M. tenerrima*, *M. pterigena*. Они, по-видимому, принадлежат, по классификации М.В. Горленко (1976), к нектотрофным паразитам.

Функциональная специфика ксилотрофов в лесных сообществах обусловлена их способностью расщеплять сложные органические соединения (лигнин, целлюлозу, клетчатку) и создавать в процессе метаболизма физиологически активные гуминоподобные вещества. Оценить функциональную роль дереворазрушающих грибов в каждом конкретном сообществе невозможно, во-первых, без учета их видового состава и обилия, и во-вторых, без изучения их экологических особенностей, во многом определяющих интенсивность деструкционной деятельности мицелия.

Закономерности пространственного размещения и численности ксилотрофов рассмотрим на примере сравнительного анализа качественных и количественных характеристик грибов, развивающихся в культурах сосны и ели, расположенных на территории Малинской биогеоценологической станции. Возраст культур 80—90 лет. Они находятся на расстоянии 0,3 км друг от друга в одинаковых условиях экотопа. Посадки резко различаются по фитометрическим показателям, представленным в табл. 21.

В результате различий в геометрической структуре крон сосны и ели верхний ярус сосняка имеет меньшую сомкнутость и значительно большую сквозистость крон. Это определяет особенности радиационного режима, влажности воздуха и почв, тепловых потоков и других фитоклиматических характеристик сравниваемых культур. Сосняк получает осадков гораздо больше, чем ельник, а расходует на испарение и транспирацию намного меньше, в связи с чем влажность поверхностных слоев почвы, подстилки и приземного слоя воздуха здесь выше. Термический и тепловой режим культур определяются количеством и динамикой (дневной и сезонной) суммарной радиации. Под полог сосны проникает в 2 раза больше солнечной радиации, поэтому в сочетании с повышенным количеством осадков и влажности в культурах сосны создается благоприятная для развития ксилотрофов экологическая ситуация.

Для дереворазрушающих грибов одним из ведущих факторов является наличие соответствующего субстрата, т.е. древесины и

Таблица 21

Таксационная характеристика культур сосны и ели (по данным Дылис и др., 1973)

Порода	Ярус	Бо- ни- тет	Сомк- ну- тость крон	Воз- раст, лет	Число ство- лов на 1 га		Сред- няя высо- та, м	Сред- ний диа- метр, см
					жи- вых	су- хих		
Сосняк	—1 ^а —1 ^б		0,46					
сосна	1			78	455	105	32,5	30,5
дуб	2			28	300	40	8,0	7,8
рябина	2			40	325	10	9,0	4,0
ива козья	2			25	40	5	11,0	12,0
	2			45	280	—	10,0	10,1
	2			24	120	—	3,5	3,5
Ельник		1	0,74					
ель	1			93	455	45	27,0	25,0
береза	1			—	20	—	25,0	26,0
осина	1			—	15	5	30,0	33,0
дуб	2			23	355	35	3,5	1,6

прежде всего ее состояние — живая или мертвая. В сравниваемых культурах на живой древесине обнаружено всего два вида паразитных грибов: *Phellinus tremulae* (на осине) и *Phellinus ferruginosus* (на рябине и лещине). Численность плодовых тел обоих видов невелика, поражают они в основном поврежденные породы. Основная масса дереворазрушающих грибов в сосняке и ельнике — ксилотрофы, поэтому далее мы будем рассматривать только эту группу.

Стадии разложения древесины оценивались по пятибалльной шкале (Гордиенко, 1979): 1 — древесина, отмершая в текущем году, с плотной корой; 2 — древесина такая же плотная, но с видимыми признаками деструкции; 3 — верхний слой древесины мягкий, кора местами отпала; 4 — разложение, оцениваемое визуально, проникает на значительную глубину, пластинчатая или призматическая гниль; 5 — остается лишь форма ствола, древесина трухлявая, гумифицированная, кора полностью или частично отпала, на поверхности обычно хорошо развиты синузии мхов и лишайников.

За период наблюдений (май—октябрь 1978 г.) в культурах сосны и ели было найдено 49 видов ксилотрофов. Распределение их по таксономическим группам представлено в табл. 22. Видовое сходство грибов (коэффициент Жаккара) в сравниваемых культурах невелико и составляет всего 25%. Эту группу ксилотрофов пред-

Таблица 22

Распределение ксилотрофов по таксономическим группам

Таксономический ранг (класс, подкласс, порядок)	Ельник			Сосняк		
	семейств	родов	видов	семейств	родов	видов
Ascomycetes						
Euascomycetidae						
Pezizales	1	1	1	1	1	1
Helotiales	1	1	1			
Basidiomycetes						
Heterobasidiomycetidae						
Dacryomycetidae	1	1	1			
Hemobasidiomycetidae						
Aphyllphorales	4	17	23	4	24	29
Agaricales	3	3	3	2	2	2
Всего	10	23	29	7	27	32

ставляют либо виды политрофные с широкой экологической амплитудой, либо, наоборот, узко специализированные на биохимически однородном субстрате. В табл. 23 показано видовое разнообразие в сравниваемых культурах и приуроченность ксилотрофов к определенной породе. Анализ данных, представленных в таблице, указывает на то, что большинство видов в сосняке связано в своем развитии с лиственными породами второго яруса. Относительно небольшой возраст ели, входящей также во второй ярус сосняка, и почти полное отсутствие отпада древесины определяет количество и обилие ксилотрофов, приуроченных к ней. Здесь их всего три вида, обладающих минимальной численностью. В ельнике, наоборот, основное видовое разнообразие вносит ель (16 видов) в результате большого количество отмершей древесины, находящейся в самых различных стадиях деструкции. Число сухих стволов в культуре ели составляет $\frac{1}{10}$ от количества живых, и этот факт не может не отразиться на развитии дереворазрушающих грибов (качественных и количественных показателях), использующих в качестве субстрата древесину ели.

Поражаемость сосновой древесины ксилотрофами довольно высокая. На ней найдено 12 видов, что составляет около четверти всех отмеченных для отмершей древесины сосны грибов в СССР (Черемисинов и др., 1970). Видовое сходство ксилотрофов, развивающихся на древесине сосны и ели близкого возраста, в срав-

Т а б л и ц а 23

Видовой состав и распределение ксилотрофов в культурах сосны и ели

Вид	Древесная порода										
	сосняк			ельник							
	сосна	ель	лещи- и а	дуб	ряби- на	ива	ель	лещи- на	дуб	бере- за	осина
1	2.	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Basidiomycetes											
Aphyllorphorales											
Xylodon versiporus (Pers.) Bond.			x	x					x		
Amyloporia lenis (Karst.) Bond. et Sing.	x										
Regidoporus sanguinolentus (Fr.) Donk.							x				x
Tyromyces allidus (Fr.) Donk.							x				
T. cassius (Schröd. ex Fr.) Murr.							x				x
T. floriformis (Quél.) Bond. et Sing.			x								
T. fragilis (Fr.) Donk.							x			x	
T. lacteus (Fr.) Murr.										x	
T. semipileatus (Peck.) Murr.			x	x				x			
Bjerkandera adusta (Willd. ex Fr.) Karst.			x			x					
Gloeoporus amorphus (Fr.) Clem. et Shear	x						x				
G. amorphus f. resupinatus Bres.	x										
Piptoporus berulinus (Bull. ex Fr.) Karst.										x	
Fomes fomentarius					x					x	
(L. ex Fr.) Gill.											
Fomitopsis annosa (Fr.) Karst.							x				
F. pinicola (Sw. ex Fr.) Karst.	x						x				
Phellinus igniarius (Fr.) Quél.										x	
Ph. ferruginosus (Schröd.) Bourd. et Galz.			x		x						
Ph. punctatus (Fr.) Pil.						x					
Ph. tremulae (Bond.) Bond. et Sing.											x
Ganoderma applanatum (Pers. ex Wallr.) Pat.				x	x	x			x		
Pycnoporus cinnabarinus (Jacq. ex Fr.) Karst.				x							
Coriolus pubescens (Schum. ex Fr.) Quél.			x			x					
C. sinuosus (Fr.) Bond. et Sing.	x										
Coriolellus serialis (Fr.) Murr.	x						x				
Antrodia mollis (Somm. ex Fr.) Karst.			x			x					
Oxyporus obducens (Pers.) Donk., f. acystidiarius (Pil.) Bond.							x				
Abortiporus borealis (Fr.) Sing.	x										
Hirschioporus abietinus (Dicks. ex Fr.) Donk.	x	x						x			
Daedaleopsis confragosa var. tricolor (Bull. ex Fr.) Bond.	x		x								
Phlebia radiata Fr.			x								
Phanerochaete sp.				x							
Penuophora sp.			x								
Hyphoderma setigerum (Fr.) Donk.			x					x			
Hyphodontia sp.								x			

Таблица 23 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Cylindrobasidium evolvens</i> (Fr.) Jul.	x		x								
<i>Resinicium bicolor</i> (Fr.) Parm.			x								
<i>Stereum hirsutum</i> (Fr.) S. F. Gray			x	x	x	x		x		x	
<i>S. sanguinolentum</i> (Fr.) Fr.	x								x		
<i>Amylostereum chaillatii</i> (Pers. ex. Fr.) Boid.							x				
<i>Hymenochaete tabacina</i> (Sow.) Lev.			x			x		x			
<i>Lrpex lacteus</i> Fr.			x								
<i>Radulum orbiculare</i> Fr.			x		x						
Ascomycetes											
Pezizales											
<i>Chlorosphenium aeruginosum</i> (Oeder.) Fr.			x					x		x	x
<i>Scutellinia scutellata</i> (Fr.) Lamb.							x			x	
Polyporales											
<i>Pleurotus ostreatus</i> (Fr.) Kumm.				x	x	x				x	
Agaricales											
<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Fr.) Sing. et A.H. Smith									x		
<i>Armillariella mellea</i> (Fr.) Karst.	x	x	x	x	x				x		
Dacrymycetales											
<i>Calocera cornea</i> (Fr.) Fr.											
Всего	12	2	19	8	7	8	10	8	5	9	4

ниваемых культурах — 12% (6 видов). Больше по сравнению с елью количество грибов, связанных с сосновой древесиной, объясняется, по-видимому, не специфичным химизмом скелетной части кроны последней, а экологическими условиями, создающимися в сосняке и оказывающимися более благоприятными в сравнении с ельником. По данным В.Н. Второвой (1982), количество общего азота, Р, К и зольных элементов в древесине и коре сосны и ели близки по величине. Более или менее существенные различия наблюдаются лишь в количестве зольных элементов, но они не столь велики, чтобы быть причиной видовой специфики и обилия плодовых тел ксилотрофов, связанных в своем развитии с сосновой древесиной.

В ельнике около 70% грибов трофически связаны с двумя породами — елью (43%) и березой (27%), остальные 30% приурочены к осине (14%), лещине (14%) и дубу (2%). В сосняке наблюдается обратная картина, т.е. на древесине хвойных отмечено всего 30% грибов (на сосне — 27% и на ели — 3%), остальные растут на мертвом органическом веществе, заключенном в опале лиственных пород. Надо отметить, что количество видов лиственных деревьев и кустарников в сравниваемых культурах одинаково (табл. 21), а их флористический состав и возраст различны.

По литературным данным (Черемисинов и др., 1970), древеси-

на березы и осины разрушается гораздо большим набором видов грибов, чем рябина и лещина, а фаунистость первых с увеличением возраста резко возрастает, однако наши исследования в культурах сосны и ели не подтвердили отмеченных выше закономерностей, по крайней мере в отношении осины и подлеска в обеих культурах. Причиной этого, вероятно, являются различия в условиях обитания, складывающихся для ксилотрофов под пологом сосны и ели. Особенно ярким примером этих различий может служить сравнительный анализ заселенности отмерших частей скелетной части кроны лещины ксилотрофами в сравниваемых лесных сообществах. В сосняке на отмершей древесине лещины найдено 18 видов дереворазрушающих грибов, в ельнике — в три раза меньше. Возраст лещины в сосняке и ельнике — средний — 7–10 лет, максимальный — 20 лет — одинаков, но запасы фитомассы при равном количестве кустов на 1 га в первом в два раза больше, чем во втором. В еловой культуре кусты лещины состоят из 3–4 малооблиственных побегов диаметром в полтора-два раза меньше, чем в культуре сосны, в которой диаметр хорошо облиственных кустов лещины, состоящих из 25–40 побегов, достигает 6–7 см. Кроме того, оводненность древесины лещины в сосняке в 1,6–2 раза выше, чем в ельнике, что является дополнительным фактором, благоприятно действующим на

развитие мицелия дереворазрушающих грибов. Кусты лещины в сосняке сконцентрированы в большинстве случаев в межкронном пространстве, куда поступает в летнее время на 200 мм осадков больше, чем на участки, занимаемые лещиной в ельнике (Второва, 1978).

Радиационный режим, определяющий различия в накоплении фитомассы лещины в сравниваемых культурах, влияет и на температуру ее тканей, которая в сосняке на 2—3° выше, чем в ельнике, при различиях температуры воздуха в 0,5—1,0°. Этот факт, по-видимому, и объясняет видовое разнообразие и численность ксилотрофов в культурах сосны и ели, так как, по данным М.А. Бондарцевой (1972), ведущими факторами в развитии мицелия и плодовых тел дереворазрушающих грибов являются температура и влажность субстрата: при увеличении влажности субстрата и температуры (его и воздуха) в лесных сообществах растет и количество видов ксилотрофов. Большая поражаемость древесины лещины грибами может быть связана и с более интенсивно развитой деятельностью фитофагов в сосняке, увеличивающей вероятность инфицирования субстрата спорами грибов. Специфика видов, обитающих на лещине дереворазрушающих грибов, одинаково ярко выражена в обеих культурах (8 видов). Это вносит существенный вклад в видовое разнообразие ксилотрофов хвойных лесов Подмосквья. Принимая во внимание обилие плодовых тел дереворазрушающих грибов, связанных с древесиной лещины, можно сделать вывод об интенсивности процессов ее деструкции, которые протекают в ельнике более слабо, чем в сосняке.

Аналогичная картина наблюдается и в заселении древесины дуба. При равенстве количества стволов дуба на 1 га в сравниваемых культурах (табл. 21) на одинаковом биохимически субстрате в сосняке найдено 6 видов ксилотрофов, а в ельнике — один. Вероятно, причиной этого являются резкие различия в запасах древесины дуба и соответственно субстрата для дереворазрушающих грибов. В сосняке вес древесины ствола, коры и крупного скелета кроны модельного дерева дуба в 13 раз превышает вес тех же фракций в ельнике (Дылис и др., 1973). Все это в сочетании с выше описанными фитоклиматическими особенностями культуры сосны создает особо благоприятные условия обитания для развития мицелия и плодообразования ксилотрофов, резко увеличивая количественные показатели грибов, участвующих в разложении отмершей древесины дуба в сосняке. Этот вывод справедлив и в отношении других лиственных пород деревьев и кустарников, например ивы козьей и рябины, растущих под пологом сосны. Обилие дереворазрушающих грибов на отмершей древесине указанных пород лишний раз убеждает в том, что

Т а б л и ц а 24

Зависимость количества видов дереворазрушающих грибов от характера и диаметра субстрата (стволовая древесина)

Сообщество	Древесина пород	Диаметр субстрата, см		
		до 10	10—30	30
Ельник	Хвойные	6	15	3
	Лиственные	12	10	3
Сосняк	Хвойные	5	13	—
	Лиственные	20	4	—

в сосняке для них создаются оптимальные по многим факторам условия обитания.

Немаловажное значение для ксилотрофов имеет характер и диаметр субстрата. В табл. 24 приведены данные о зависимости количества видов ксилотрофов от флористической принадлежности дерева — "хозяина" и диаметра стволов — субстрата для них.

Анализ представленных в таблице материалов показывает, что древесина лиственных пород в сравниваемых сообществах максимально заселена ксилотрофами при диаметре до 10 см — это средний диаметр рябины, дуба и ивы козьей в сосняке и дуба в ельнике. Сюда же входят виды, приуроченные к лещине в обоих культурах. Отмершая древесина хвойных в этом диаметре как в сосняке, так и ельнике заселяется гораздо меньшим количеством видов. Максимальное видовое разнообразие на этом субстрате наблюдается при диаметре стволовой отмершей древесины 10—30 см, что соответствует среднему диаметру сосны и ели в культурах. На древесине большого диаметра ксилотрофы развиваются только в ельнике, а в сосняке их не наблюдалось, вероятно, по причине отсутствия валежа и сухостоя такого размера. Таким образом, с наибольшей интенсивностью деструкционные процессы протекают у хвойных пород в сосняке и ельнике при диаметре стволовой древесины 10—30 см, а у лиственных — до 10 см.

Плодоношение дереворазрушающих грибов неразрывно связано с физиологическим состоянием и жизненным состоянием мицелия, которые в свою очередь зависят от степени разложения субстрата. В зависимости от стадии деструкции древесины меняется ее химизм, структура тканей, плотность, влажность и термический режим. Все это определяет процесс сукцессионного преобразования субстрата, в котором наряду с другими организмами участвуют и ксилотрофы. В табл. 25 представлены результаты исследований зависимости дереворазрушающих грибов от стадии разложения древесины.

Т а б л и ц а 25

Зависимость количества видов ксилотрофов от стадии разложения субстрата

Тип леса	Древесина пород	Стадия разложения				
		1-я	2-я	3-я	4-я	5-я
Сосняк	Хвойные	—	13	3	1	1
	Лиственные	—	23	8	1	2
Ельник	Хвойные	—	14	9	2	1
	Лиственные	—	16	7	3	3

На первой стадии разложения хвойной и лиственной древесины в сосняке и ельнике дереворазрушающих грибов не найдено. Пятая стадия характеризуется развитием ксилотрофов их пор. Agaricales. Они развиваются на валеже ели, осины, березы, лещины и других лиственных породах деревьев и кустарников. Наибольшее количество видов отмечено на древесине второй стадии разложения. Это касается как хвойных, так и лиственных пород, т.е. древесина второй и частично третьей стадии деструкции является наиболее оптимальным субстратом для жизнедеятельности афиллофоровых дереворазрушающих грибов.

При анализе поражаемости ксилотрофами отдельных пород выяснилось, что в сравниваемых сообществах примерно $\frac{1}{5}$ видов зарегистрирована только на одной породе. Большая часть дереворазрушающих грибов связана только с лиственными или только с хвойными деревьями и кустарниками, и всего 13% видов могут считаться в высшей степени политрофными, поселяясь на обоих типах субстрата.

Выявленные в ельнике и сосняке ксилотрофы в большей или меньшей мере проявляют избирательную способность по отношению к состоянию субстрата. Отмершее органическое вещество, представленное в культурах валежными стволами, ветвями, пнями, в различной стадии разложения является качественно (химически и физически) различным субстратом. Дереворазрушающие грибы в обеих лесных культурах приурочены в основном к валежу различного размера и в меньшей степени к сухостю и пням (табл. 26).

Валеж как субстрат для ксилотрофов обладает рядом специфических и, по-видимому, благоприятных экологических свойств, так как находится в непосредственном контакте с почвой и подвергается более интенсивному, чем сухостой и пни, разложению напочвенными и почвенными деструкторами. Он быстро теряет свою структуру и химически преобразуется. Обычно валеж сплошь

Т а б л и ц а 26

Зависимость распределения ксилотрофов от состояния субстрата

Субстрат	Число видов		
	общее	ельник	сосняк
Валежные стволы	27	16	17
ветви	26	10	18
Сухостой	21	9	16
Пни	5	3	3

покрывается мхами и лишайниками, создающими, во-первых, своеобразный химический экран по мере прохождения к его поверхности минерализованных атмосферных осадков, проникающих сквозь кроны древесного яруса и подлеска; во-вторых, мхи и лишайники, обладая огромной водоудерживающей способностью и теплоизоляцией, препятствуют резким колебаниям влажности и температуры субстрата. Сухостойные стволы — экологической точки зрения представляют собой совершенно иную для дереворазрушающих грибов местообитание. Здесь наблюдаются более резкие колебания фитоклиматических характеристик, но освещенность и прогреваемость сухостоя гораздо выше, чем валежа. Поэтому на нем обычно в большом количестве поселяются светлюбивые ксилотрофы, трофически связанные с плотной, подверженной меньшему разложению древесиной. Биохимически сухостой также отличается от валежа: в нем содержится большое количество клетчатки и легко разлагаемых органических веществ, что определяет существование целого ряда специфических ферментов у грибов, использующих сухостой в качестве экологической ниши. Ксилотрофы, развивающиеся только на валеже или только на сухостое априори, должны обладать различным составом ферментативного аппарата, специализированным на деструкции углеводного комплекса древесины и расщеплении лигнина, содержание которого у хвойных пород может достигать 34% (Частухин, Николаевская, 1969).

Пни заселяются ксилотрофами в меньшей степени, чем валеж и сухостой. Это объясняется, по-видимому, менее благоприятными трофическими и фитоклиматическими условиями. Ни влажность, ни освещенность, ни температурный режим на пнях не отличаются оптимальностью условий для развития дереворазрушающих грибов.

Таким образом, в результате исследований выяснилось, что сосняк для ксилотрофов в целом представляет собой более бла-

гоприятное экологическое местообитание, чем ельник, в силу повышенной влажности и температуры воздуха и соответственно субстрата (валеж, сухостой, пни). Зависимости между количеством стволов деревьев и числом видов ксилотрофов не найдено. Численность плодовых тел дереворазрушающих грибов связана с запасами древесины стволовой и скелетной части крон деревьев и кустарников, что показано нами на примере сравнительного анализа видового состава грибов, поселяющихся на отмерших частях лещины и дуба в ельнике и сосняке. В сосновой культуре процессы деструкции мертвого органического вещества протекают гораздо интенсивнее, чем в еловой.

Ель в возрасте до 45 лет в условиях изучаемых лесов почти не подвергается разложению афиллофоровыми грибами. Наибольшее количество видов отмечено на отмерших стволах хвойных пород диаметром 20–30 см, а лиственных — около 10 см. Валежные стволы и ветви, а также сухостой трофически и фитоклиматически представляют для дереворазрушающих грибов наиболее оптимальный субстрат.

Из всего вышесказанного видно, что ксилотрофы в отличие от микоризообразователей, связанные с древостоем опосредованно через отпад, заключающий в зависимости от видовой принадлежности деревьев и кустарников физически и биохимически неоднородное мертвое органическое вещество, в своем распределении, видовом разнообразии и численности плодовых тел зависят прежде всего от запасов и состояния субстрата и ряда фитоклиматических параметров, среди которых первое место принадлежит влажности и температуре.

Наличие в высшей степени развитого ферментативного аппарата у дереворазрушающих грибов определяет часто встречающуюся у них политрофность и дает возможность обрести некоторую независимость от определенного типа леса. Как и для микоризообразователей, наличие одного дерева (в данном случае отмершего) в древостое лесного сообщества может вызвать развитие почти целого набора видов, характерных для лесов, сформированных этой породой. Спецификой дереворазрушающих грибов, накладывающей отпечаток на реакцию ксилотрофов по отношению к экологическим факторам их местообитания, является и особенность строения плодовых тел, а именно многолетнее их существование, что, безусловно, дает им преимущество в сравнении с напочвенными сапротрофами, обладающими эфемерными карпофорами. Сапротрофы, в особенности подстилочные, не имея названных для ксилотрофов преимуществ биологического характера, являются самыми чуткими индикаторами различного рода изменений факторов их местообитания.

ЭКОЛОГИЯ НАПОЧВЕННЫХ САПРОТРОФОВ

В лесных сообществах жизнь напочвенных сапротрофов протекает в опаде, подстилке и гумусовом горизонте почв. Непосредственный контакт гифов мицелия с субстратом и их адсорбционные способности дают вещественный и энергетический материал для обеспечения всех без исключения процессов метаболизма грибов. В качестве единственного источника углерода они используют сложные органические соединения мертвого органического вещества, что и определяет их функциональную роль в лесных биогеоценозах. Имея практически неограниченные запасы субстрата напочвенные сапротрофы в отличие от симбио- и ксилотрофов в большей степени зависят от фитоклиматических особенностей местообитания. Видовой состав и пространственное распределение группировок сапротрофов отличаются чрезвычайным разнообразием и сложностью. В лесных сообществах это наиболее многовидовая группа грибов с ярко выраженной специализацией в отношении одного или ряда экологических факторов. Мицелий напочвенных сапротрофов размещается строго в соответствии с запасами, фракционным составом и стратификацией слоев лесной подстилки. Слои различаются по своим физическим, биохимическим и гидротермическим свойствам и являются основным селективным фактором, в зависимости от которого все сапротрофы подразделяются на ряд подгрупп (Бурова, 1971а, 1976а, 1979а).

Лесная подстилка играет особо важную роль в лесных биогеоценозах. В ней происходит разложение и минерализация растительных остатков; она "представляет собой наглядное и наиболее полное выражение итогов деятельности биогеоценотического процесса" (Сукачев, 1964, с. 26). Мощностъ и физико-химические свойства лесной подстилки отражают интенсивность обмена веществом и энергией в системе растение-почва и определяют направление современного почвообразования. В настоящее время подстилку рассматривают как неотъемлемую генетическую и в значительной мере динамическую часть почвенного профиля и в то же время как самостоятельный компонент лесных биогеоценозов. Запасы подстилки являются индикатором типа условий обитания, так как мощностъ ее коррелируют со степенью дренированности территории и кислотности почв, характером и интенсивностью лесохозяйственных мероприятий, со степенью антропогенного воздействия на лесные сообщества. Масса лесной подстилки колеблется в широком диапазоне в зависимости от возраста и состава насаждений, от интенсивности деструкции опада. Мертвое органическое вещество, поступающее на поверхность почвы, подвергается процессам разложения, заключающим в

себя два основных, одновременно протекающих этапа — минерализацию и гумификацию. Р. Фальк (Falck, 1930) предложил выделить два типа разложения растительных остатков в лесных сообществах: коррозию — разложение клетчатки и лигнина и деструкцию — полное разложение клетчатки и накопление лигнина. Первый тип осуществляют в основном макромицеты — напочвенные сапротрофы.

Свойства лесных подстилок находятся в тесной генетической зависимости от биохимического состава мертвого органического вещества и условий, в которых протекает их гумификация. Основными элементами органических веществ являются белки, целлюлоза и гемицеллюлоза, лигнин, липиды и др. Интенсивность деструкции опада максимальна в первые три месяца. За это время дождевыми и тальными водами вымывается около 20% веществ, утилизируется большая часть легкорастворимых и легкоусвояемых гетеротрофными организмами соединений — углеводов, протеинов и др. Накопление лигнина, продуктов неполного разложения углеводов, целлюлозы и клетчатки значительно замедляет скорость процессов деструкции органики. Полная деструкция хвои и листьев в условиях лесов умеренного климата происходит за 9–12 лет (Чернова, 1977).

Разложение опада начинается еще на дереве в отмирающих листьях и хвое и реализуется эпифитной микрофлорой и растительоядными животными. Последние потребляют около 5–10% первичной продукции, остальная ее часть попадает в виде опада на поверхность почвы или аккумулируется в корнях, стволах и ветвях растений и по мере отмирания подвергается деструкции многочисленными гетеротрофными организмами. Процессы разложения опада начинаются с поселения на нем дрожжей и других филофальных микроорганизмов. Они потребляют легкодоступные для них углеводы путем окисления гексозы и пентозы и размещаются на поверхности субстрата в непосредственной близости от устьиц и в строгой зависимости от их количества и расположения на листьях и хвое (Зайцев, 1980). По данным С.А. Зайцева (1980), проводившего исследования на Малинской биогеоценологической станции ИЭМЭЖ АН СССР, количество дрожжей в различных фракциях опада и подстилки резко убывает от неразложившейся хвои (1530,6 тыс/г) до фракции коры и шишек (около 20 тыс/г). Максимальное их обилие наблюдается в периоды опада листьев и хвои (май, сентябрь). Типичные подстилочные виды дрожжей обладают в отличие от тех, которые развиваются на опаде, набором целлюлолитических ферментов, действующих на растворимые формы целлюлозы (C_x -целлюлоза) (Galdwell et al., 1979). Некоторые из них обладают способностью разрушать компонент клеточных стенок растений — гемицеллюлозу.

По данным С.А. Зайцева, многие виды дрожжей — типичных экскрисотрофов — функционируют всего в течение трех недель (на хвое ели), впоследствии при попадании субстрата на поверхность почвы и прекращении выделений из устьиц они либо переходят в группу сапротрофов, например *Aureobasidium pullulans*, либо исчезают и заменяются видами грибов (*Trichoderma viride*, *Penicillium* sp.). В процессе деструкции опада включаются новые организмы — грибы-макромицеты, беспозвоночные, в основном арибатида, простейшие, бактерии.

Верхний слой подстилки L состоит из растительных остатков, сохранивших свою структуру. Он рыхлый и достигает мощности 2–3 см в зависимости от состава и возраста древостоя. Биохимически и микроклиматически это самый вариабельный слой подстилки, подвергающийся в максимальной степени контрастам дневных и сезонных изменений температуры и влажности — основным факторам, определяющим население подстилки. Исследованиями почвоведов (Кравков, 1911; Степанов, 1940; и др.) было показано, что свежий опад различных деревьев и кустарников существенно различается по соотношению C:N, содержанию азота, зольных элементов, воднорастворимых органических веществ, лигнина, танинов, воскоsmол, целлюлозы и т.д. Таким образом, опад с его максимально выраженными биохимическими контрастами в сочетании с микроклиматическими становится чрезвычайно гетерогенным субстратом для сапротрофных грибов. Это, в свою очередь, ведет к формированию комплекса гетеротрофов с признаками эфемерности у макромицетов и фенологически растянутыми сроками их развития, охватывающими практически весь вегетационный сезон (см. рис. 9, 10), и спецификой морфофункциональных особенностей беспозвоночных, обитающих в этом слое (Чернова, 1977). В слое L происходит деструкция простых сахаров, пектина, утилизируется белковый азот (Чернова и др., 1978). Биохимическое "богатство" слоя полностью макромицетами не реализуется вследствие экстремальности в основном гидротермических условий обитания. Таким образом, здесь наблюдается несоответствие трофического (энергетического) потенциала и видового разнообразия и обилия сапротрофных грибов. Деструкционная функция небольшого набора видов сапротрофов на опаде частично восполняется их численностью (до 120–140 экз./м²).

Следующий за L слой лесной подстилки ферментативный (F), представляет последовательный этап сукцессионного преобразования мертвого органического вещества. Само название говорит о процессах, происходящих в нем. В ферментативном слое идет интенсивное разложение сложных углеродсодержащих органических веществ, и прежде всего лигнина, целлюлозы, хитина.

Он обильно заселен микроорганизмами, грибами, беспозвоночными — основными поставщиками ферментов, воздействующих на биохимическое состояние субстрата. Пространственное расположение слоя F определяет его меньшее в сравнении с L экологическое разнообразие. Переработанное до определенной стадии органическое вещество биохимически и физически представляет для организмов, заселяющих его, более гомогенную среду, и только погребенные трудноразлагаемые фракции (Шишки, кора, ветви) вносят некоторое разнообразие в условия их обитания. В ферментативном слое интенсивно идут процессы вторичного синтеза, гумификации и минерализации органических веществ. К этому слою приурочена основная масса мицелия подстилочных сапротрофов, для которых здесь создаются наиболее оптимальные трофические и экологические условия. Структура их группировок чрезвычайно сложна и выражена в специализации по фракциям подстилки, пространственном и временном разделении экологических ниш, видовом разнообразии.

Последний генетический слой подстилки H характеризуется более или менее выраженной однородностью биохимических, физических и экологических показателей. В нем завершаются процессы разложения органики, происходит дальнейшее усложнение гумусовых соединений. Более стабильный характер среды по основным факторам обитания приводит и к видовой и численной стабильности группировок деструкторов, в частности сапротрофных макромицетов, мицелий которых размещается в этом слое. Защищенность мицелия от контрастов температуры и влажности, биохимическая однородность субстрата, нарушаемая только трудноразлагаемыми фракциями подстилки, определяет видовой состав, обилие и фенологическое развитие гумусовых сапротрофов. Они, в свою очередь, обладая специфическим ферментативным аппаратом, в процессе жизнедеятельности расщепляют сложные органические соединения до более простых и поставляют в гумусовый горизонт подстилки гуминовые кислоты, которые в различной степени и с разной интенсивностью накапливаются в нем. Количество малоподвижных гуминовых кислот является своего рода интегральной оценкой работы подстилочных деструкторов, работающих в гумусовом слое подстилки.

Экологическая амплитуда по многим факторам и физиологические возможности подстилочных сапротрофов гораздо шире, чем реализуемые обычно в природе. Лабораторные опыты с чистыми культурами грибов, участвующих в процессах деструкции опада и подстилки, показывают, что они обладают широким диапазоном действия и способны при промывном режиме доводить потери веса субстрата до 80% (Частухин, Николаевская, 1969). По данным С.В. Родионовой (1968, 1970), сапротрофные макро-

мицеты в культурах, развивающиеся на хвое и мелких ветвях ели в течение 6 месяцев, доводили потери веса субстрата до 40%, в то время как у почвенных микромицетов (*Trichoderma lignorum*, *Penicillium lanosum*) эта величина не превышала 8–10% для хвои и 12–18% для ветвей. При этом надо отметить, что макромицеты обладают гораздо большей в сравнении с микромицетами интенсивностью метаболизма, потребляя до 39% органических веществ (от исходного веса субстрата) на дыхание. Под влиянием культур грибов почти вдвое возрастает зольность хвои (7,42 против 3,94% в контроле). Это свойство сапротрофов, развивающихся на опаде, объясняет возрастание зольности подстилки в сравнении с опадом (Родин, Базилевич, 1965). Воздействие культур грибов на субстрат отражается и в изменении его химического состава. Значительная часть подвижных соединений Са не вымывается, а закрепляется в мицелии и плодовых телах сапротрофных макромицетов в виде его малоподвижных соединений с органическими кислотами, образующимися в процессе жизнедеятельности грибов. Аналогичным образом действуют подстилочные сапротрофы и на содержание в субстрате подвижных форм магния, калия, фосфора, азота и зольных элементов, соединения которых накапливаются в тканях грибов. Таким образом, подстилочные сапротрофы выступают в роли биологического аккумулятора важнейших для растений элементов минерального питания в верхнем корнеобитаемом слое подстилки. Эти элементы при отмирании плодовых тел и мицелия грибов вновь поступают в биологический круговорот веществ лесных сообществ.

Безусловно, что в естественных условиях все количественные показатели функционирования грибов не аналогичны полученным в культурах. Об этом свидетельствуют исследования В. Хинтикки (Hintikka, 1961, 1964, 1970, 1972), проведенные ею параллельно в культурах и природе. В первом случае подстилочные сапротрофы из рода *Мусепа* снижали или повышали кислотность среды на 1–2 единицы, во втором — всегда на ту же величину подкисляли субстрат. Автор считает, что оптимальное содержание ионов водорода в субстрате для большинства подстилочных сапротрофов лежит в пределах 4–5.

Наши исследования по изучению экологии напочвенных сапротрофов проводились в лесных биогеоценозах различного состава и возраста, расположенных на территории Малинской биогеоэкологической станции в 1965–1982 гг. и в сосняках Приокско-террасного заповедника (ПТЗ) в 1978–1982 гг. Они являлись частью стационарных комплексных биогеоэкологических исследований и осуществлялись в течение всего вегетационного периода (май–октябрь) совместно с фитоклиматологами, почвоведом и энтомологами. Основными объектами исследований были елово-ши-

роколиственные леса и культуры ели и сосны различного возраста, развивающиеся по типу естественных. Елово-широколиственные леса в районе исследований занимают плоский водораздел рек Десны и Пахры, бассейн притока р. Пахры — р. Жилетовка. Почвы под ними в основном среднедерновослабо- и среднеподзолистые (Карпачевский, 1977). Климат района умеренно холодный с достаточным увлажнением. Общий радиационный баланс — $27,5 \text{ ккал/см}^2/\text{год}$. Среднегодовая температура $+3,5^\circ$, количество осадков — 550 мм (среднегодовое). Вегетационный период с температурой выше 5° продолжается в течение 170 дней. Индекс сухости (по Григорьеву-Будыко) — 0,8. Леса сформированы елью 60–90-летнего возраста с примесью дуба, липы, осины, березы. Бонитет I, сомкнутость крон 0,6–0,8. В более или менее развитом подлеске преобладают кусты лещины и крушины ломкой. Подрост разреженный, представлен елью, дубом, рябиной, осинной различной высоты. Травяной покров обычно развит хорошо (проективное покрытие 40–80%), доминанты — осока волосистая, кислица, зеленчук, лютик кашубский, различные виды папоротников (Бязров и др., 1971). Моховой покров фрагментарный, проективное покрытие 20–40%, представлен лесными видами (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Mnium medium*, *M. affine*, *Brachythecium starke*, *B. salebrosum*, *Cirriphyllum piliferum*).

Изучаемые сосняки расположены на 2-й надпойменной террасе р. Оки. Древостой 1^a –I бонитета, сомкнутость крон 0,6–0,7, возраст 150 лет. В качестве единичной примеси в понижениях между холмами встречается береза. Подлесок редкий, состоит из можжевельника, жимолости, крушины. Травяной покров в лишайниковых сосняках почти отсутствует, в зеленомошных покрывает от 10 до 30% поверхности почвы. Моховой покров в лишайниковых сосняках занимает 20–30% площади, в зеленомошных — 100%. Состоит из *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. В зависимости от вертикальной и горизонтальной структуры лесных биогеоценозов в них выделяется большее или меньшее количество парцелл, которые можно разделить на три основные группы: хвойные, лиственные и оконные, различающиеся по запасам и фракционному составу опада и подстилки, гидро-термическому режиму, развитию травяного и мохового покровов и по ряду других факторов.

Ниже мы рассмотрим зависимость качественных и количественных показателей подстилочных сапротрофов различных трофических подгрупп от ряда факторов условий обитания.

СУБСТРАТ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ГРУППИРОВОК НАПОЧВЕННЫХ САПРОТРОФОВ

Накопление и распределение лесной подстилки, выполняющей роль регулятора запасов влаги в почве и резерва органических веществ, закрепленных в телах многочисленного комплекса подстиличнообитающих организмов, в различных лесных сообществах отличаются значительной вариабельностью. В лиственных лесах ее запасы намного меньше, чем в хвойных, а в распределении наблюдается относительная равномерность. Наибольшей мозаичностью по массе и фракционному составу подстилок обладают широколиственно-хвойные леса. Здесь в многолетней динамике ее запасы колеблются в пределах 650–1220 г/м² (Карпачевский, 1977). Сезонная динамика также не отличается однородностью: осенние запасы подстилки обычно в 1,5 раза превышают весенние. Вариабельность запасов подстилки в отдельных парцеллах конкретного лесного биогеоценоза, например дубо-ельника велосистоосокового, находится на уровне различий между типами леса (Карпачевский, 1977).

Рассмотрим на примере липо-ельника зеленчуково-волосистоосокового зависимость качественных и количественных показателей напочвенных сапротрофов от запасов и фракционного состава опада и подстилки. Данные по запасам и распределению субстрата взяты из работ Л.О. Карпачевского (1977) и Л.Б. Холоповой (1982). Они дополнены результатами собственных исследований.

Поступление опада в течение года подчиняется строгой закономерности: два максимума, осенний и весенний, чередуются с небольшим его поступлением в течение вегетационного сезона. В многолетней динамике варьирование запасов опада также значительно. Оно зависит от погодных условий и существенно различается по парцеллам (табл. 27).

Абсолютная величина массы опада во всех парцеллах достаточна для сапротрофов, развивающихся на нем, поэтому связь между этими явлениями отсутствует (коэффициент корреляции 0,2–0,4). Однако фракционный состав опада и его пространственное распределение определяют как видовой состав, так и численность плодовых тел сапротрофов. Грибы, развивающиеся на опаде, отличаются от собственно подстилочных четкой специализацией по фракциям субстрата (хвоя, листья, шишки, кора), эфемерностью появления плодовых тел и самой быстрой реакцией на изменения температуры и влажности субстрата и приземного слоя воздуха (Бурова, 1977а). Различные массы гомогенного и одинакового по плотности свежего опада не отличаются по видовому составу грибов, даже если они находятся в различных парцеллах

Таблица 27

Среднегодовое поступление опада (г/м²) и число видов сапротрофов в парцеллах липо-ельника зеленчуково-волосистоосокового

Показатель	Парцелла				
	елово-волосистоосоковая	елово-липово-мертвопокровная	дубово-медуничная	осиново-елово-разнотравная	крупнопапоротниковая в окне
Фракция					
"неактивная"	73	46	20	54	9
ветки, шишки, кора					
"активная"	364	260	227	286	169
хвоя, листья					
Всего:	437	306	247	340	178
Число сапротрофов на опаде:					
видов	2	5	3	3	1
экземпляров/м ²	20-60	60-140	40-60	80-100	10-20

и биогеоценозах. Об этом свидетельствуют результаты опытов, проведенных в липо-ельнике зеленчуково-волосистоосоковом (Бурова, 1979; Второва, Бурова, 1979). Чистый еловый опад был помещен в трех резко различающихся по режиму влажности и освещенности парцеллах (елово-зеленчуковая, елово-липовая, осиново-медуничная) на площадях размером 10 X 10 см с предварительно удаленным травяным и моховым покровами в трех вариантах по массе 10, 20 и 50 г воздушно-сухого веса. Через 12 месяцев во всех парцеллах и вариантах на опаде появились плодовые тела *Micromphale perforans*, сменившиеся впоследствии, *Marasmius bulliardii*. Фенологическая смена этих двух видов представляет собой начальный этап сукцессионного преобразования елового опада (Бурова, 1977б).

Приуроченность видов рода *Marasmius* к еловому опаду связана с трофическими особенностями его как субстрата, в частности с повышенным содержанием Са. По данным Л.О. Карпачевского (1977), молодая хвоя ели содержит в два раза меньше кальция, чем старая, опадающая. При одинаковом видовом составе грибов на опытных площадках наблюдались некоторые различия в количестве их плодовых тел. Чем больше масса опада, тем больше карпофоров обоих видов рода *Marasmius*, причем в первых двух вариантах эти различия минимальны (в некоторых случаях недостоверны) и лишь в третьем количество плодовых тел увеличивается в 1,5-2 раза по сравнению с двумя первыми.

Если масса опада не является лимитирующим фактором видового состава грибов, то фракционный состав его определяет и видовое разнообразие, и обилие сапротрофов на опаде (Бурова, 1968). Для этой группы макромицетов роль других экологических факторов (кроме количества осадков и влажности воздуха), по-видимому, второстепенная. Так, при переносе чистого елового опада из дубо-ельника волосистоосокового в дубо-липняк снытево-волосистоосоковый, различающиеся по составу и структуре фитокомпонента, микроклимату, запасам опада и подстилки и скорости их десрукции, через 8–12 месяцев на нем появляются плодовые тела видов, характерных для елового опада (*Marasmius bulliardii*, *Micromphale perforans*). Дальнейшее разложение субстрата происходило с участием видов, приуроченных к еловому и листовенному опаду (*Marasmius rotula*, *Muscena muscor*, *M. debilis*, *M. crocata*), так как на опытных площадках появились опавшие листья липы и дуба. Такой жесткой трофической специализацией к субстрату обладают не только грибы, развивающиеся на еловом опаде, но и те, которые поселяются на листьях, мелких ветвях липы и дуба, очесе осоки волосистой, стеблях папоротников, еловых и сосновых шишках (Бурова, 1979а). Во всех исследованных биогеоценозах, независимо от особенностей состава, вертикальной и горизонтальной структуры (но при наличии одинакового субстрата) набор видов сапротрофов на опаде остается неизменным, меняется лишь количество их карпофоров. Так, например, всегда на листьях дуба и липы встречается *Marasmius rotula*, даже если эти породы присутствуют в биогеоценозе в единственном экземпляре (в качестве примеси к эдификаторной древесной породе). На очесе осоки волосистой — доминанте травяного покрова в исследуемых ельниках, дубравах, липняках, березняках — встречается *Tubaria pellucida*.

Усложнение фракционного состава опада ведет, как правило, к видовому разнообразию напочвенных сапротрофов. Так, примесь листьев дуба и липы к еловому опаду в парцеллах липо-ельника? зеленчуково-волосистоосокового увеличивает количество видов грибов в два-три раза по сравнению с чистым еловым опадом (табл. 28).

Однако не всякий опад обладает такими свойствами. В осинниках и осиновых парцеллах количество сапротрофов на опаде не увеличивается за счет листьев осины, а при периодическом удалении их с опытных площадок в массе появляются некоторые виды, не развивающиеся на контроле, например *Muscena lineata*. В елово-осиновых парцеллах в опаде преобладают листья осины, а участие хвои увеличивается от центров парцелл к периферии — зоне контакта их с окружающими еловыми парцеллами. Количество видов и плодовых тел сапротрофов на опаде увеличивает

Таблица 28

Видовой состав, фенология и трофическая структура макромицетов в липо-ельнике зеленомошно-волосистоосошниковом

Вид	Месяц						Трофическая группа
	5	6	7	8	9	10	
1	2	3	4	5	6	7	8
Ascomycetes							
Helotiales							
<i>Leotia librica</i> Fr.				x	x	x	St
<i>Spathularia flavida</i> Fr.			x	x			Rd
Pezizales							
<i>Chlorosplenium aeruginaceum</i> (Nul.) Karst.		x	x	x			Rd
<i>Caloscypha fulgens</i> (Fr.) Boud.		x	x	x			Rd
Basidiomycetes							
Aphylophorales							
<i>Cantharellus cibarius</i> Fr.	x	x	x	x	x	x	Ms
<i>Clavaria</i> sp.			x	x	x		Hu
<i>Fomes fomentarius</i> (Fr.) Karst.	x	x	x	x	x	x	Rd
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Fr.) Karst.	x	x	x	x	x	x	Rd
<i>Hericium corraloides</i> (Fr.) Karst.		x	x	x	x	x	Rd
<i>Hydnum repandum</i> Fr.			x	x	x	x	Ms
<i>Thelephora palmata</i> Fr.		x	x	x	x		Hu
Boletales							
<i>Boletus edulis</i> Fr.				x	x	x	Ms
<i>Leccinum aurantiacum</i> (st. Amans) S.F. Gray		x	x	x	x		Ms
<i>Paxillus involutus</i> (Fr.) Fr.		x	x	x	x	x	Ms
<i>Suillus piperatus</i> (Fr.) Kuntze			x	x	x		Ms
<i>Xerocomus subtomentosus</i> (Fr.) Quéf.		x	x	x	x	x	Ms
Agaricales							
<i>Armillariella mellea</i> (Fr.) Karst.				x	x		Rd
<i>Amanita muscaria</i> (Fr.) Hook.				x	x		Ms
<i>A. rubescens</i> (Fr.) S.F. Gray			x	x	x		Ms
<i>A. spissa</i> (Fr.) Quéf.					x		Ms
<i>A. vaginata</i> (Fr.) Vitt.				x	x		Ms
<i>Agaricus silvaticus</i> Secr.		x	x	x	x		Hu
<i>Cystoderma granulorum</i> (Fr.) Fayod				x	x		Hu
<i>Clitocybe clavipes</i> (Fr.) Kumm.					x	x	St
<i>C. candicans</i> (Fr.) Kumm.				x	x		Fd
<i>C. inornata</i> (Fr.) Gill.			x	x			St
<i>C. sinopica</i> (Fr.) Kumm.		x	x				St
<i>C. squamulosa</i> (Fr.) Lge.			x	x	x		St
<i>Collybia cirrhata</i> (Fr.) Kumm.				x	x	x	Fd
<i>C. dryophyla</i> (Fr.) Kumm.			x	x	x		St
<i>Coprinus velatus</i> Quéf.		x	x		x		Hu
<i>Cortinarius flexipes</i> (Fr.) Fr.					x	x	Ms
<i>C. scandens</i> Fr.		x	x	x			Ms
<i>C. depexus</i> Fr.				x	x	x	Ms
<i>Cortinarius</i> sp.					x	x	Ms

Т а б л и ц а 28 (продолжение)

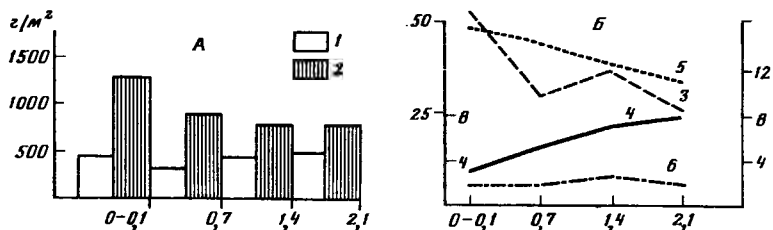
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Dermocybecinnameus</i> (Fr.) Wünsche					x	x	Ms
<i>Galerina heterocystis</i> (Atk.) A.H. Smith				x	x	x	St
<i>G. nana</i> (Petri) Kuehner			x	x			St
<i>G. unicolor</i> (Fr.) Sing.			x	x	x		Lh
<i>G. sahléri</i> (Quél.) Kuehner				x	x		Lh
<i>G. hypnorum</i> (Fr.) Kuehner		x	x				M
<i>Conocybe pubescens</i> (Gill.) Kuehner				x	x	x	M
<i>C. tenera</i> f. <i>tenella</i> (Fr.) Kuehner					x	x	St
<i>Hygrophorus russula</i> (Fr.) Quél.				x	x	x	Ms
<i>Hygrophorus tephroleucus</i> (Fr.) Fr.			x		x		Ms
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Fr.) Kumm.	x	x	x	x	x	x	Rd
<i>H. sublateralitium</i> (Fr.) Quél.				x	x	x	Rd
<i>Inocybe asterospora</i> Quél.			x	x			Hu
<i>I. geophylla</i> (Fr.) Kumm.	x	x	x				Hu
<i>I. sindonia</i> Lge.			x	x	x		Hu
<i>I. umbrina</i> Bres.		x	x	x			Hu
<i>Laccaria laccata</i> (Fr.) Berk. et Br.	x	x	x	x	x	x	Hu
<i>Lepiota clypeolaria</i> (Fr.) Kumm.			x	x	x		Fd
<i>L. laevigata</i> Lge.	x	x	x				Ad
<i>L. subgracilis</i> Kuehner			x	x			St
<i>Lepista nebularis</i> (Fr.) Harm.					x	x	St
<i>Macrolepiota procera</i> (Fr.) Sing.			x	x			Hu
<i>Marasmiellus albuscorticis</i> (Secr.) Sing.			x	x	x	x	Ad
<i>Marasmius androsaceus</i> (Fr.) Fr.				x	x	x	Ad
<i>M. alliaceus</i> (Fr.) Fr.					x	x	St
<i>M. bulliardii</i> Quél.	x	x	x	x			Ad
<i>M. cohaerens</i> (Fr.) Cke. et Quél.			x	x	x		Fd
<i>Micromphale perforans</i> (Fr.) Quél.			x	x	x	x	Ad
<i>Mycena aetites</i> (Fr.) Quél.				x	x		St
<i>M. alcalina</i> (Fr.) Kumm.	x	x	x	x	x	x	St
<i>M. epipterygia</i> (Fr.) S.F. Gray			x		x	x	Lh
<i>M. capillaris</i> (Fr.) Kumm.			x	x	x		Fd
<i>M. citrinomarginata</i> Gill.			x	x	x		St
<i>M. crocata</i> (Fr.) Kumm.			x				Fd
<i>M. erubescens</i> Hohnel	x	x					St
<i>M. filipes</i> (Fr.) Kumm.	x	x	x	x			Lh
<i>M. flavoalba</i> (Fr.) Quél.				x	x		St
<i>M. inclinata</i> (Fr.) Quél.	x						St
<i>Mycena lactea</i> (Fr.) Kumm.			x	x	x		St
<i>M. lineata</i> (Fr.) Kumm.					x	x	St
<i>M. metata</i> (Fr.) Kumm.			x	x	x		St
<i>M. mucor</i> (Fr.) Gill.	x	x	x				Fd
<i>M. osmundicola</i> Lge			x	x	x		St
<i>M. pura</i> (Fr.) Kumm.			x	x	x	x	St
<i>M. rosella</i> (Fr.) Kumm.	x	x	x				St
<i>M. sanguinolenta</i> (Fr.) Kumm.			x	x	x		St
<i>M. speirea</i> (Fr.) Gill.	x	x	x				Lh
<i>M. stylobates</i> (Fr.) Kumm.				x	x		Fd
<i>M. rubromarginata</i> (Fr.) Kumm.	x	x					St
<i>M. tenerrima</i> (Berk.) Sacc.					x		Si

Т а б л и ц а 28 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>M. vitilis</i> (Fr.) Quél.						x	Fa
<i>M. vulgaris</i> (Fr.) Kumm.				x	x	x	St
<i>Melanoleuca melaeuca</i> (Fr.) Maire		x	x	x			Hu
<i>Entoloma griseocyanum</i> (Fr.) Quél.			x	x	x		Ms
<i>E. aprile</i> (Britz.) Sacc.	x	x					Hu
<i>E. sericeum</i> (Merat.) Quél.	x	x					Hu
<i>E. turbidum</i> (Fr.) Quél.		x	x	x			St
<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Fr.) Sing. et A.H. Smith	x	x	x	x	x	x	Rd
<i>Pluteus atricapillus</i> (Secr.) Sing.		x	x	x	x	x	Rd
<i>Strobilurus tenacellus</i> (Fr.) Sing.	x	x					S
<i>Tephrocycbe palustris</i> (Pk.) Donk	x	x					St
<i>Tubaria autochtona</i> (Berk. et Br.) Sacc.				x	x	x	Gd
<i>T. furfuracea</i> (Fr.) Gill.				x	x	x	Gd
<i>T. pellucida</i> (Fr.) Gill.			x	x	x		Gd
<i>Tricholoma album</i> (Fr.) Kumm.			x	x	x		Ms
<i>Xeromphalina canticinalis</i> (Fr.) Kuehner			x	x	x		Rd
Russulales							
<i>Lactarius deliciosus</i> (Fr.) S.F. Gray			x	x	x		Ms
<i>L. mitissimus</i> (Fr.) Fr.				x	x		Ms
<i>L. piperatus</i> (Fr.) S.F. Gray				x	x	x	Ms
<i>L. subdulcis</i> (Fr.) S.F. Gray			x	x			Ms
<i>L. volemus</i> (Fr.) Fr.				x	x	x	Ms
<i>L. umbrinus</i> Fr.			x	x	x		Ms
<i>Russula aeruginea</i> Lindblad ex Fr.		x	x	x			Ms
<i>R. emetica</i> (Fr.) S.F. Gray			x	x			Ms
<i>R. azurea</i> Bres.			x	x	x	x	Ms
<i>R. delica</i> Fr.			x	x	x		Ms
<i>R. cyanoxantha</i> (Secr.) Fr.				x	x	x	Ms
<i>R. grisea</i> (Secr.) Fr.		x	x	x			Ms
<i>R. foetens</i> (Fr.) Fr.				x	x	x	Ms
<i>R. rosea</i> Quél.				x	x		Ms
<i>R. paludosa</i> Britz.				x	x		Ms
<i>R. vinosa</i> Lindbl.		x	x				Ms
Gasteromycetes							
<i>Lycoperdon perlatum</i> Pers.			x	x	x	x	St
Dacrymycetales							
<i>Calocera viscosa</i> Fr.		x	x	x	x		Rd

ся в том же направлении за счет уменьшения фракции листьев. Можно предположить, что "тяжелые" и жесткие листья осины как механически, так и химически препятствуют развитию плодовых тел сапротрофов на опаде и подстилочных грибов. Известно, что они обладают токсическими свойствами и иногда полностью исключают развитие и возобновление некоторых цветковых растений (Карпачевский, 1977).

Неравномерное распределение опада и различная скорость его

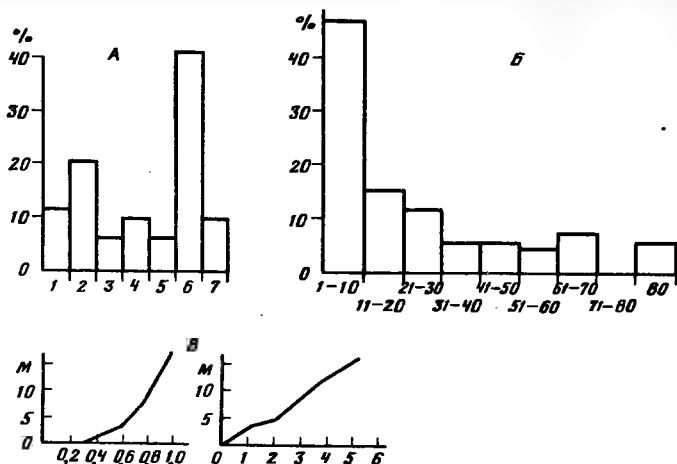


Р и с. 15. Распределение

А — опада, подстилки (г/м^2); *Б* — сапротрофов в пределах парцеллы; 1 — опад; 2 — подстилка; 3 — число видов на опаде; 4 — число видов подстилочных сапротрофов; 5 — число экземпляров на опаде; 6 — число экземпляров подстилочных сапротрофов. *Б*: по оси абсцисс — расстояние от ствола ели, м; по оси ординат: слева — число экземпляров на 1 м^2 , справа — число видов

деструкции обуславливают различия в запасах подстилки не только в пределах биогеоценоза, но и в парцеллах. На массу подстилки в лесных биогеоценозах большое влияние оказывает и вид эдификаторной древесной породы. В лиственных парцеллах запасы подстилки в среднем в два раза меньше, чем в еловых. В пределах одной и той же парцеллы варьирование запасов подстилки может достигать 15–20%. В изучаемых лесах и парцеллах наблюдается закономерное изменение запасов подстилки по мере удаления от стволов ели, сосны, дуба, березы к периферии крон этих деревьев. Вследствие этого в парцеллах выделяются три зоны: 1-я — приствольная с максимальной массой подстилки; 2-я — средняя часть проекции кроны с минимальными запасами; 3-я — периферийная область кроны с массой подстилки, большей, чем во 2-й зоне, но меньшей, чем в 1-й. В соответствии с этим размещаются и подстилочные сапротрофы (рис. 15). Сапротрофы на опаде показывают меньшую, чем подстилочные грибы, зависимость от запасов субстрата.

Особенности сложения подстилки, т.е. наличие выраженных слоев *F* и *H* определяет видовой состав и обилие подстилочных сапротрофов различных синузий (Бурова, 1975а). В зависимости от расположения мицелия в том или ином слое подстилки макромицеты делятся на несколько синузий (Бурова, 1976а). Наиболее разнообразна по видовому составу и многочисленна синузия сапротрофов, мицелий которых находится в ферментативном слое подстилки (п.с.2). Количество плодовых тел и набор видов п.с.2 выступают не только как индикаторы наличия ферментативного слоя, но и указывают на его мощность (см. рис. 15). Так, например, *Muscena sanguinolenta* встречается только в местах с более или менее выраженным слоем *F* (вероятность $P = 0,97$). Между количеством плодовых тел этого вида и мощностью слоя *F* с большой достоверностью (коэффициент корреляции $r = 0,8$) просле-



Р и с. 16. Распределение *Mycena sanguinolenta* в ельнике пещиново-разнотравном

A — встречаемость в различных парцеллах: 1 — елово-мертвопокровная; 2 — елово-разнотравная с еловым подростом ($H=0,3$ м); 3 — елово-беразово-мертвопокровная; 4 — еловая с густым подростом ели ($H=1$ м); 5 — елово-разнотравная без подроста ели и мохового покрова; 6 — елово-разнотравная с подростом ели (H до 0,5 м) и моховым покровом; 7 — елово-кисличная. По оси ординат — частота случаев, %; *B* — встречаемость в пределах типа. По оси абсцисс — число экземпляров на 1 м^2 ; по оси ординат — частота случаев, %; *B* — связь численности с запасами субстрата; *M* — количество, экз. / м^2 . По оси абсцисс: слева — подстилка, $\text{кг}/\text{м}^2$, справа — мощность слоя *F*, см

живается прямая связь (рис. 16). В табл. 29 приводятся результаты изучения зависимости распределения *M. sanguinolenta* от запасов подстилки и мощности ферментативного слоя в ельнике пещиново-разнотравном (по зонам распределения подстилки).

Удаление ферментативного слоя в приствольных участках ели ведет к полному исчезновению плодовых тел *M. sanguinolenta*. Они вновь появляются на этих опытных площадках через три-четыре года, совпадая с началом формирования здесь нового слоя *F*.

Основными редуцентами органического вещества, заключенного в подстилке елово-широколиственных лесов, являются виды рода *Мусена*. Большинство из них проявляет избирательность по отношению к субстрату, на котором они развиваются. Одни растут на опавших листьях и даже приурочены к опадению только определенных видов растений, другие поселяются только на хвое ели или сосны. Кроме того, они четко специализируются в отношении определенной стадии разложения субстрата и соответственно мицелий их располагается в различных слоях подстилки от *I* до *H*. Среди них встречаются представители, предпочитающие в качестве субстрата ветви в различной стадии деструкции. На

Зависимость количества плодовых тел *Muscena sanguinolenta* от запасов подстилки и мощности слоя *F* (по наблюдениям 18.7.1976 г.)

Расстояние от ствола ели, м	Запасы подстилки, г/м ²	Мощность слоя, см	Число плодовых тел, экз./м ²
Приствольная часть (0,3)	1050	3—5	23
0,7	730	1—3	8
1,4	690	0	0
2,1	630	0—1	2
3,5	510	0—1	0

рис. 17 показана зависимость распределения одного из таких видов от степени разложения ветвей ели различного диаметра (от 1 до 5 см).

Среди сапротрофных макромицетов, относящихся к родам *Marasmius*, *Collybia*, *Galerina*, *Inocybe*, виды рода *Muscena* по видовому разнообразию и численности в период август—октябрь стоят на первом месте. В связи с этим понятно, что их роль в энергетике биогеоценозов и в круговороте веществ велика. Наблюдения по экологии и фенологии *Muscena* проводились нами в липо-ельнике зеленомошно-волосистоосоковом. В древостое к ели примешивается осина. Подлесок состоит из отдельных куртин плагиотропной липы. Условия обитания для грибов определяются здесь микропонижениями, окнами в древесном пологе и включением в древостой лиственных пород. Как следствие этого, в липо-ельнике зеленомошно-волосистоосоковом наблюдаются различия в освещенности, количестве проникающих под полог деревьев осадков, температуры приземного слоя воздуха и верхних слоев подстилки и почвы и их влажности. Все это обуславливает существование в пределах типа ряда парцелл, различающихся между собой составом и проективным покрытием травяного и мохового покровов, гидротермическим режимом и другими факторами, влияющими на развитие подстилочных сапротрофов. К группе еловых парцелл относятся елово-зеленомошная, -волосистоосоковая и -щитовниковая парцеллы. Первая занимает наибольшую площадь. Травяной покров в ней развит слабо (проективное покрытие 30—40%). Моховой покров сплошной и состоит из *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhodobrium roseum*. Подстилка мощностью 3—5 см сложена из хвои, мелких ветвей ели и отмерших частей мхов. Парцелла характеризуется очень низкой освещенностью и небольшим количеством осадков. Однако сплошной моховой покров сглаживает колебания температуры

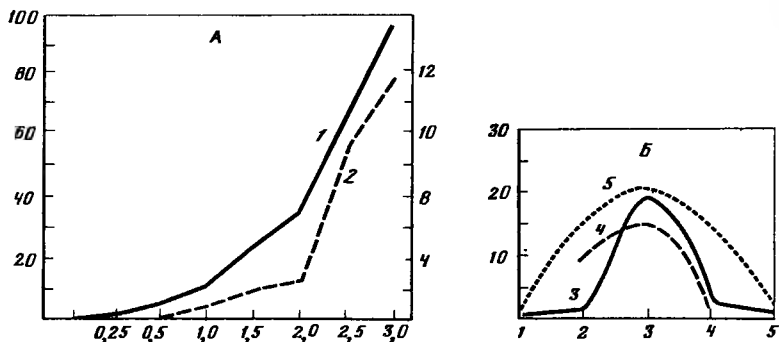


Рис. 17. Распределение напочвенных сапротрофов *Leotia lubrica* (А) и *Muscena eripterygia* (Б) в зависимости от развития мохового покрова и стадий разложения субстрата

А: 1 — моховой покров; 2 — *Leotia lubrica*. По оси абсцисс — расстояние от ствола ели, м; по оси ординат: слева — проективное покрытие мхов, %, справа — число экземпляров на 1 м². Б — численность *Muscena eripterygia*: 3 — елово-зеленомошной парцелле, 4 — елово-костяничной; 5 — в окне древесного полога. По оси абсцисс — стадии разложения ветвей ели (по Еленеву, 1923); по оси ординат — число экземпляров на 1 м²

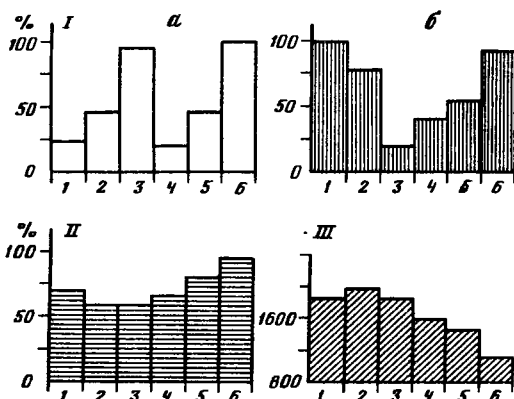
и влажности, характерные для летнего периода в Подмоскowie, и создает оптимальные условия для развития мицелия и плодовых тел видов *Muscena* (Бурова, 1971б).

Елово-волосистоосоковая парцелла сходна по условиям обитания с предыдущей. Главное различие между ними в проективном покрытии травяного покрова, который здесь занимает около 90% площади. Кроме того, очес осоки волосистой, образуя рыхлый слой в 3–5 см, создает тем самым условия прямо противоположные тем, которые характеризуют наличие сплошного мохового покрова в первой парцелле.

Елово-щитовниковая парцелла занимает небольшие участки. Характеризуется она средним в типе леса количеством осадков и средней по сравнению с другими парцеллами освещенностью и соответственно поступлением тепла (рис. 18). Моховой покров почти не развит (проективное покрытие 10–15%). Доминант травяного покрова — *Dryopteris linnaeana* — занимает около 80% площади и в силу морфологических особенностей самого растения создает экран, препятствующий резкой смене температуры и влажности приземного слоя воздуха, что, безусловно, отражается и на гидротермическом режиме подстилки. Кроме того, отмершие части папоротника представляют собой специфический субстрат для развития подстилочных сапротрофов рода *Muscena*. В результате видовой состав грибов здесь своеобразен и отличается от других парцелл.

Вид	Парцелла					
	1	2	3	4	5	6
<i>Mycena chlorinella</i>						
<i>Mycena sanguinolenta</i>						
<i>Mycena vulgaris</i>						
<i>Mycena delicatella</i>						
<i>Mycena alcalina</i>						
<i>Mycena olivascens</i>						
<i>Mycena rubromargina</i>						
<i>Mycena rosella</i>						
<i>Mycena stylobates</i>						
<i>Mycena flavoalba</i>						
<i>Mycena crocata</i>						
<i>Mycena tenerima</i>						
<i>Mycena amygdalina</i>						
<i>Mycena epipterygia</i>						
<i>Mycena speirea</i>						
<i>Mycena inclinata</i>						
<i>Mycena vitilis</i>						
<i>Mycena fellea</i>						
Всего видов	15	13	6	12	8	13

Показатели экологических факторов



Р и с. 18. Распределение видов рода Мусена (липо-ельник зеленомошно-волосистоосоковый)

I — проективное покрытие; %: а — трав, б — мхов; II — осадки (% от поступления в парцеллы окон древесного полога); III — запасы подстилки, г/м². Парцелла: 1 — елово-зеленомошная; 2 — елово-щитовниковая; 3 — елово-волосистоосоковая; 4 — елово-липовая; 5 — осиновая с еловым подростом; 6 — хвощовая в окне древесного полога

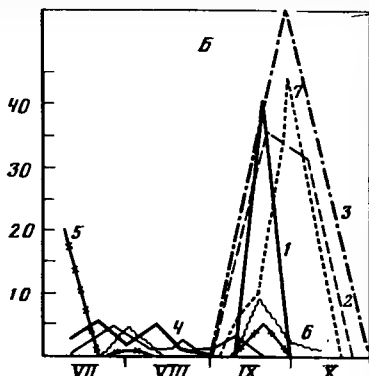
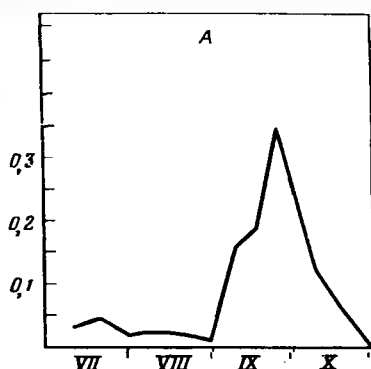
Таблица 30

Видовое сходство Мусена (коэффициент Жаккара) в различных парцеллах липо-ельника зеленомошно-волосистоосокового

Парцелла	Хвощовая, в окне	Елово-зеленомошная	Елово-липовая	Елово-волосистоосоковая	Елово-щитовниковая	Осиновая
Хвощовая, в окне	1	0,52	0,40	0,43	0,50	0,40
Елово-зеленомошная	0,52	1	0,31	0,40	0,40	0,46
липовая	0,40	0,31	1	0,43	0,35	0,31
волосистоосоковая	0,43	0,40	0,43	1	0,37	0,44
щитовниковая	0,50	0,40	0,35	0,37	1	0,33
Осиновая	0,40	0,46	0,31	0,44	0,33	1

Представители 2-й группы парцелл (елово-липовая и осиновая с густым еловым подростом) мало отличаются друг от друга по основным экологическим показателям. В них почти одинаковое количество опада и подстилки, равное проективное покрытие травяного и мохового покровов, в подстилке и опаде большой процент приходится на долю листьев. Для обеих парцелл характерна довольно низкая освещенность и сравнительно с другими парцеллами большое количество осадков (см. рис. 18). Но несмотря на сходство, количество и обилие плодовых тел грибов в них резко различны. В осиновой парцелле листья препятствуют развитию плодовых тел Мусена (причины указаны выше), а в липовой, наоборот, оказывают благоприятное воздействие в связи с их трофической спецификой и особенностями, которые они вносят своим участием в подстилке, сохраняя в субстрате повышенную влажность.

Окновая — хвощовая — парцелла расположена в микропонижении, в связи с чем здесь наблюдается более стабильная влагообеспеченность почвы и подстилки. Подстилка меньшей, чем в остальных парцеллах, мощности. Моховой покров сплошной, так же как и травяной, состоящий из *Equisetum sylvaticum*. Оба они экранируют прямую солнечную радиацию, но не препятствуют проникновению к поверхности подстилки тепла и влаги, а моховой покров дополнительно создает оптимальный гидротермический режим для подстилочных сапротрофов. Процессы обмена и выщелачивания в подстилке и почве по сравнению с другими парцеллами происходят здесь гораздо интенсивнее вследствие большого количества осадков и их химизма, не измененного прохождением сквозь крону деревьев.



Р и с. 19. Сезонная динамика биомассы (А) и численности (Б) видов Мусена * в липо-ельнике зеленомошно-волосистоосоковом

А: по оси ординат — вес грибов, г/м² (абс. сух. вес); Б: 1 — *Musena sanguinolenta*; 2 — *M. vulgaris*; 3 — *M. chlorinella*; 4 — *M. rubromarginata*; 5 — *M. rosella*; 6 — *M. delicatella*; 7 — *M. speirea*. По оси ординат — численность, экз. на 1 м²; по оси абсцисс — месяц.

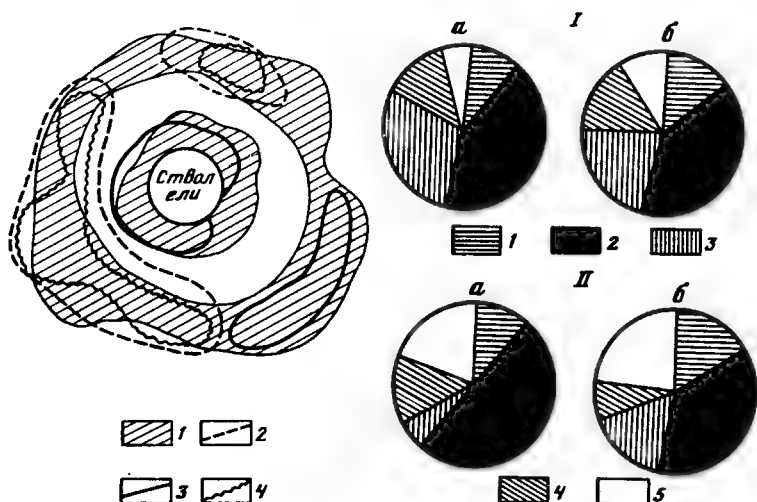
В результате различий условий обитания, создаваемых в отдельных парцеллах для подстилочных сапротрофов, видовой состав их и численность неодинаковы. Наибольшее количество видов было найдено в елово-зеленомошной парцелле, наименьшее — в елово-волосистоосоковой (см. рис. 18). Все парцеллы отличаются друг от друга по видовому составу (табл. 30).

Наиболее близкими по видовому составу оказались, как и следовало ожидать, елово-зеленомошная и хвощовая парцеллы.

Сезонное развитие видов Мусена коррелирует в основном с минимальными температурами воздуха и подстилки (коэффициент корреляции = 0,8–0,9) и в меньшей степени с количеством осадков (0,6), причем в весеннее и осеннее время сумма выпавших осадков не вызывает сколько-нибудь существенных изменений в видовой разнообразии и численности грибов, а в летнее (июль, август) ведет к увеличению количества видов и их обилия.

Временное разделение экологических ниш трофически близких или совпадающих видов выражено четко в фенологическом их развитии (рис. 19). Оно позволяет избежать конкуренции между видами, развивающимися в одном слое подстилки (рис. 20). Пространственное и временное развитие экологических ниш обеспечивает огромное видовое разнообразие Мусена.

Показательным примером межвидовых отношений трофически и фенологически совпадающих видов может служить пространственное распределение двух наиболее массовых по количеству капрофоров видов Мусена: *M. vulgaris*, *M. chlorinella*. В табл. 31 представлены результаты исследований связи этих видов с раз-



Р и с. 20. Распределение подстилочных сапротрофов, приуроченных к ферментативному слою подстилки

I — мощность ферментативного слоя подстилки не менее 2 см; 2 — проективное покрытие мхов — 80–100%; 3 — граница распространения *Muscena sanguinolenta*; 4 — граница распространения *Galerina hypnorum*

Р и с. 21. Соотношение фракционного состава подстилки (%) и структуры подстилочных сапротрофов (%) в мертвопокровных парцеллах сосняков

а — зеленомошного; б — лишайникового; I — фракционный состав подстилки: 1 — слабо разложившаяся хвоя; 2 — полуразложившаяся хвоя; погребенные: 3 — кора, шишки; 4 — ветви, диаметром до 1 см; 5 — древесина; II — трофическая структура макромицетов: а — 42 вида; б — 28 видов. Численность грибов (экз./м²), приуроченность к фракциям: для а — 1–58, 2–31, 3–22, 4–14, 5–6; для б — 1–51; 2–14; 3–18, 4–11, 5–7

личными экологическими факторами. Величина коэффициента информации показывает, что ведущим фактором в развитии *M. vulgaris* является общая мощность подстилки, зависящая от состава и возраста древостоя. Немаловажным для нее является и наличие мохового покрова. Для *M. chlorinella* определяющим фактором в ее размещении выступает наличие и развитие травяного покрова. Максимальная численность этого вида наблюдается при отсутствии или небольшом проективном покрытии трав. Такой характер пространственного распределения позволяет видам *M. chlorinella* и *M. vulgaris* избежать взаимной конкуренции.

Наиболее четкую зависимость от фракционного состава подстилки обнаруживают подстилочные сапротрофы в сосняках. По количеству видов они с большой степенью точности отображают соотношение фракций субстрата (рис. 21). Видовой состав и рас-

Таблица 31

Связь видов рода *Мусена* с экологическими факторами

Фактор	Коэффициенты связи	
	<i>Muscena vulgaris</i>	<i>Muscena chlorinella</i>
Тип леса	0,737	0,277
Возраст древостоя	0,737	0,193
Высота подроста ели (1 м и более)	0,540	0,215
(до 1 м)	0,577	0,215
Проективное покрытие травяного покрова	0,266	0,329
" " мохового покрова	0,654	0,231
Мощность подстилки, см	0,787	0,195
" слоя F	0,255	0,167
" слоя H	0,518	0,157
Расстояние от ствола	0,692	0,264

пределение по трофическим группам напочвенных сапротрофов в зеленомощных и лишайниковых сосняках представлены в табл. 32.

Детальное изучение зависимости напочвенных сапротрофов от запасов и фракционного состава опада и подстилки и их участия в деструкции субстрата проведено нами в культурах ели 93-летнего возраста (ельник лещиново-разнотравный), находящихся на территории Малинской биогеоценологической станции. В первом ярусе древостоя примесь березы (8Е2Б), в подлеске кусты лещины высотой до 3,5 м. Пространственная структура изучаемого ельника характеризуется резко выраженными парцеллами, сформировавшимися в результате неравномерного распределения ели и внедрения в древостой березы (Бурова, Второва, 1980).

В ельнике была заложена трансекта шириной 1 м и длиной 56 м, разделенная на площадки величиной 1 × 0,25 м, проходящая через основные парцеллы. Она начинается в елово-щитовниковой парцелле, далее проходит по елово-кисличной, елово-лещиново-разнотравной, елово-березовой с густым еловым подростом (высота до 1 м) и заканчивается в елово-березо-мертвопокровной.

Для изучения процессов деструкции было проведено несколько экспериментов с разложением некоторых фракций опада — хвой ели (различного возраста), ветвей ели диаметром до 0,3–0,4 см, смешанных навесок хвой и ветвей. Продолжительность опыта — 39 месяцев. Навески опада заключались: 1) в капроновые сетки с ячейей 2 × 2 мм, закладываемые на глубину 1–2 см в подстилку; 2) воронки, углубляемые вместе с приемником

Т а б л и ц а 32

Видовой состав напочвенных сапротрофов в сосняках зеленомош-
ных и лишайниковых (Приокско-террасный заповедник)

Вид	Сосняк		Трофи- ческая группа
	зелено- мошный	лишай- нико- вый	
I	2	3	4
Ascomycetes			
Helotiales			
Cudonia circinans Fr.	x	x	St
Basidiomycetes			
Aphylophorales			
Coltricia perennis (Fr.) Murr.	x	x	Lh
Auriscalpium vulgare (Fr.) Karst.	x	x	S
Phellodon tomentosus (Fr.) Banker		x	Lh
Clavaria invalii Cott. et Wak.	x	x	St
Boletales			
Xerocomus rubellus (Krobh.) Quél.		x	S, Lh
Agaricales			
Camarophyllus virgineus (Fr.) Karst.	x		Hu
Clitocybe candicans (Fr.) Kumm.	x	x	Pd, St
C. clavipes (Fr.) Kumm.	x	x	St
C. dealbata (Fr.) Kumm.	x		Pd, St
C. ectypa (Fr.) Quél. (ss. Lge)		x	St
C. fragrans (Fr.) Kumm.	x	x	St
C. gibba (Fr.) Kumm.	x	x	St
C. obsoleta (Fr.) Quél.	x	x	St
C. subalutacea (Fr.) Kumm.	x		St
Collybia butyracea (Fr.) Quél.	x	x	St
Collybia cookei (Bres.) J.D. Arnold	x	x	St
C. distorta (Fr.) Quél.	x		St
C. dryophila (Fr.) Kumm.	x	x	St
C. ingrata (Fr.) Quél.		x	Lh
C. macilenta (Fr.) Quél.	x		St
C. peronata (Fr.) Kumm.	x	x	St
C. porrea (Fr.) Sing.	x		St
Collybia sp.	x		St
Conocybe pubescens (Gill.) Kuehner	x	x	m
Cortinarius hemitrichus (Fr.) Fr.	x	x	St
Crepidotus mollis (Fr.) Kumm.		x	Lh
Cystoderma amianthinum (Fr.) Fayod	x	x	St
C. carcharias (Pers. ex Secr.) Fayod	x	x	St
C. cinnabarinum (Secr.) Fayod	x	x	St
C. granulorum (Fr.) Fayod	x	x	St
Entoloma mammosum (Fr.) Hesler	x	x	St
E. rhodocycix (Lasch) Kumm.	x	x	St
E. staurosporum (Bres.) Horak	x	x	St
E. turbidum (Fr.) Quél.		x	St
Galerina badipes (Fr.) Kuehner	x	x	St, Lh

Т а б л и ц а 32 (окончание)

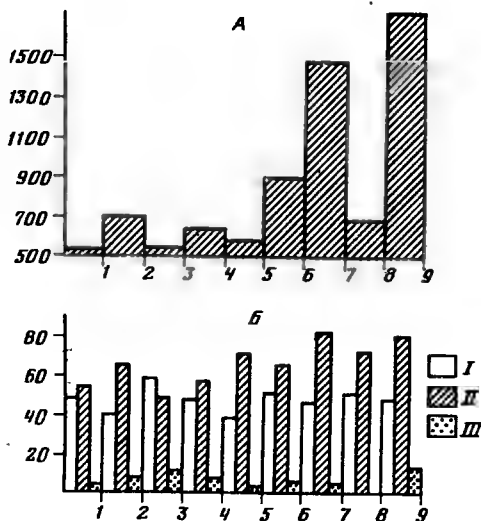
1	2	3	4
<i>G. hypnorum</i> (Fr.) Kuehner	x	x	m
<i>G. mycenoides</i> (Fr.) Kuehner	x	x	m
<i>Gymnopilus sapineus</i> (Fr.) Maire	x	x	Rd, Lh
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Fr.) Kumm.		x	Lh
<i>H. sublateritium</i> (Fr.) Quél.	x		Lh
<i>Hebeloma pumilum</i> Lge.		x	St
<i>Inocybe brevispora</i> Huijama	x	x	Hu
<i>I. ovatocystis</i> Kuehner		x	Lh, Hu
<i>Inocybe perlata</i> (Cke.) Sacc.	x		St, Lh
<i>I. tabacina</i> Furrer		x	St
<i>Lepista inversa</i> (Fr.) Pat.		x	St
<i>L. nebularis</i> (Fr.) Harm.	x		St
<i>L. nuda</i> (Fr.) Cke.		x	St
<i>Macrolepiota procera</i> (Fr.) Sing.	x	x	St
<i>Marasmiellus ramealis</i> (Fr.) Sing.		x	Rd
<i>Marasmius androsaceus</i> (Fr.) Fr.	x	x	Ad
<i>M. oreades</i> (Fr.) Fr.		x	Hu
<i>M. scorodonius</i> (Fr.) Fr.	x	x	Ad, S
<i>Mycena avenacea</i> (Fr.) Quél.	x	x	St
<i>M. cinerella</i> Karst.	x		St
<i>M. flavoalba</i> (Fr.) Quél.	x	x	St
<i>M. lohwegii</i> Sing.	x	x	St
<i>M. polygramma</i> (Fr.) S.F. Gray	x	x	Lh
<i>M. pura</i> (Fr.) Kumm.	x	x	St
<i>M. rapiolens</i> Favre		x	Lh
<i>M. rubromarginata</i> (Fr.) Kumm.	x	x	St
<i>M. stylobates</i> (Fr.) Kumm.	x		St
<i>M. vitrea</i> (Fr.) Quél.	x	x	St
<i>M. vulgaris</i> (Fr.) Kumm.	x	x	Ad
<i>M. zephirus</i> (Fr.) Kumm.	x		St
<i>Melanoleuca melaleuca</i> (Fr.) Maire		x	St
<i>Omphalina ericetorum</i> (Fr.) M. Lge.		x	Lh
<i>Pseudoclitocybe cyathiformis</i> (Fr.) Sing.		x	St
<i>Panaeolus sphinctrinus</i> (Gill.) Kuehner	x		m
<i>Rickenella fibula</i> (Fr.) Raith.	x	x	St
<i>Strobilurus tenacellus</i> (Fr.) Sing.		x	Rd
<i>Stropharia aeruginosa</i> (Fr.) Quél.		x	Rd, Lh
<i>Stropharia hornemannii</i> (Fr.) Lundell et Hannf.	x	x	Lh
<i>Xeromphalina caudicinalis</i> (Fr.) Kuehner et Maire	x	x	AD, S
Gasteromycetes			
<i>Lycoperdon perlatum</i> Pers.	x	x	St
Dacrymycetales			
<i>Calocera viscosa</i> Fr.	x	x	Lh

инфильтратов до уровня подстилки. Варианты опыта размещались на всем протяжении трансекты в девяти точках, отражающих наиболее характерные особенности названных парцелл. Результаты экспериментов учитывались через 12, 15, 25, 27 и 39 месяцев с начала опыта. В течение всего времени на трансекте собирались сапротрофные макромицеты (через 7–10 дней с мая по октябрь). Определяли их видовой состав, численность плодовых тел и их массу. Одновременно изучали некоторые характеристики условий, в которых протекал процесс разложения опада, — флористический состав и массу травяного и мохового покровов, освещенность, количество проникающих к поверхности подстилки осадков, плотность почвы, термический режим на поверхности подстилки и на глубине 2 см, запасы и фракционный состав подстилки.

В исследуемом ельнике, как и во всех хвойных лесах, опад поступает в течение всего года. Однако его количество и фракционный состав сильно варьируют в зависимости от сезона. По данным Н.В. Дылиса и др. (1973), минимальное поступление опада в ельнике лещиново-разнотравном отмечено летом (июнь-июль), максимальное — в сентябре-октябре. В составе опада на долю "активной" фракции, состоящей из хвои, листьев лещины и березы, ветоши трав, приходится соответственно 52–59, 12–17, 3,2–3,8%, т.е. 70–80% от общей массы опада. В составе "неактивной" фракции опада, образованной корой ели, ветвями ели и листовых пород, шишками, доля их соответственно составляет: 1, 9–13, 2–3, 1–6% от общих запасов опада. Существенные различия в массе (от 286,5 до 417,2 г/м²) и фракционном составе опада наблюдаются и в отдельных парцеллах, выделенных на трансекте. Об этом свидетельствуют данные, представленные на рис. 22.

Особенности пространственного и временного распределения массы опада влияют на общие закономерности формирования лесной подстилки. Дифференцированный учет запасов подстилки по парцеллам показал, что минимальные запасы ее отмечены осенью (22.08.1975), а максимальные — в начале лета (6.06.1976) за счет доли накопившегося и практически не разложившегося зимнего опада.

Распределение подстилки на трансекте неравномерное, около стволов деревьев ее мощность максимальна, к периферии кроны резко убывает. По данным Л.Б. Холоповой (1982), варьирование запасов подстилки в ельнике достигает 51%. Наши исследования показали, что эти различия могут достигать больших величин. Так, в елово-щитовниковой парцелле (точка № 1) масса подстилки составляет 508,9 г/м², а в елово-мертвопокровной, у ствола ели (точка № 9) — 1676,3 г/м². По запасам подстилки на трансекте можно выделить две группы парцелл. Первая объединяет



Р и с. 22. Запасы (А) и фракционный состав подстилки (Б) в различных парцеллах ельника лещиново-разнотравного

А: по оси абсцисс — парцеллы; по оси ординат — запасы подстилки (г/м²). Б: по оси абсцисс — парцеллы; по оси ординат — фракционный состав подстилки (%); I — "активная" фракция; II — "неактивная" фракция; III — кора. Парцелла: 1 — елово-щитовниковая; 2 — елово-кисличная; 3 — елово-лещиново-разнотравная; 4 — елово-лещиново-зеленомошная; 5 — елово-мертвопокровная с подростом ели; 6 — березово-зеленомошная; 7 — елово-березово-разнотравная; 8 — елово-березово-мертвопокровная; 9 — елово-мертвопокровная

елово-березово-мертвопокровную и елово-мертвопокровную парцеллы, к ним же относится и березовая с густым еловым подростом. Все названные парцеллы характеризуются максимальными запасами подстилки (см. рис. 22). Вторая группа включает все остальные шесть парцелл с массой подстилки от 342,3 до 699,8 г/м².

Отношения запасов подстилки к массе ежегодного опада в соответствующих парцеллах также оказались близкими по своим значениям (табл. 33). Вычисленные подстилично-опадные коэффициенты для первой группы парцелл 2,5—4,5 характеризуют процесс преобладания накопления опада над его разложением, для второй группы парцелл коэффициенты в два раза ниже (1,5—2,1) и указывают на более высокие темпы разложения опада. Представленные значения подстилично-опадных коэффициентов относятся к началу лета и характеризуют состояние лесной подстилки в начале вегетационного сезона. Для осеннего периода подстилично-опадные коэффициенты ниже и составляют для первой группы 1,5—3,7, а для второй — 0,98—1,7.

Т а б л и ц а 33

Показатели экологических условий в парцеллах ельника лещиново-разнотравного

Парцелла	Проективное покрытие, %		Осадки (май—октябрь), мм	Пропускание радиации, % от открытого места	Тепловой поток (с 15 июня по 30 августа) кал/см ² /мин	Подстилочно-опадный коэффициент
	трав	мхов				
Елово-щитовниковая	76,0	72,5	698	7,5	51,6	1,2
Елово-кисличная	78,0	7,5	580	5,0	44,8	2,2
Елово-лещиново-разнотравная	42,0	57,5	760	15,2	58,6	1,2
Елово-лещиново-зеленомошная	2,5	21,0	807	16,7	59,1	1,5
Елово-мертвопокровная с подростом ели (Н-1-1,5 м)	2,5	1,0	891	4,6	42,3	1,7
Березово-зеленомошная	22,0	50,0	675	17,1	61,2	2,0
Елово-березово-разнотравная	38,0	2,5	708	3,7	46,7	3,5
Елово-березово-мертвопокровная	2,5	5,0	686	3,1	54,7	1,8
Елово-мертвопокровная	0	0	419	2,9	43,8	4,6

Процессы разложения подстилки на трансекте в разных парцеллах протекают с неодинаковой скоростью, поэтому соотношение "активной" и "неактивной" фракций в подстилке представляет собой объективный показатель интенсивности этих процессов. В лещиново-зеленомошной, елово-мертвопокровной с густым еловым подростом, березово-мертвопокровной и елово-мертвопокровной парцеллах количество веществ, заключенных в обеих фракциях, примерно одинаковое (см. рис. 22). Остальные парцеллы характеризуются преобладанием "активной" фракции (на ее долю приходится 68–87%) над "неактивной".

Разнокачественность фракционного состава опада определяет неоднородность всех компонентов лесной подстилки. Химический состав фракций опада в ходе деструкции существенно отличается от химического состава фракций подстилки. Постепенно по мере разложения опада увеличивается общая зольность опада, несколько возрастает содержание азота и фосфора, а содержание К примерно в два раза уменьшается. Часть веществ (около 12–16%) переходит в водорастворимые формы и мигрирует с атмосферными осадками (табл. 34). Общие запасы Са, Mg, P, S (основных органогенов) в подстилке в четыре–семь раз превышают размеры их годичного поступления с опадом.

Качественная характеристика химического состава фракций подстилки также разнообразна. Все компоненты "активной" фракции богаче зольными веществами (хвоя — 11,7%, листья — 9,9%, чешуйки почек — 7,8%, ветошь трав — 12,4%) и азотом (соответственно 1,16, 1,40, 1,20, 1,29%), чем элементы "неактивной" фракции подстилки (зольность ветвей ели — 5,2%, березы — 5,3, коры — 4,3, шишек — 3,1%). Содержание азота в них составляет

соответственно 1,19, 1,30, 1,12, 1,20%. Фракцию трухи ели и недифференцированную часть подстилки можно отнести к "активной" фракции, так как по содержанию зольных веществ (11,6%) и азота (1,29%) она приближается к типичным представителям "активной" фракции.

Большая вариабельность содержания химических элементов в подстилке обусловлена двумя одновременными протекающими процессами: собственно разложением органического вещества и выщелачиванием, сопровождающимся выносом атмосферными осадками освободившихся при разложении органических веществ и минеральных элементов, а также уменьшением зольности субстрата. Чередование этих процессов приводит к колебаниям зольности подстилки в течение сезона. Варьирование качественного состава подстилки и ее биохимических свойств увеличивается при нарастании процессов разложения. Пространственная неоднородность ее обусловлена как различиями в потреблении питательных веществ из почвы, так и неодинаковым поступлением и разложением опада.

Сравнение показателей разложения, полученных в различных вариантах опытов, обнаруживает достоверные различия. Результаты трехлетних экспериментов позволяют выделить и определить значение каждого фактора, участвующего в деструкционных процессах. Некоторые данные этих опытов обсуждались нами ранее (Второва, Бузова, 1979; Второва, 1982).

Результаты опыта, полученные за один год, уже дают представление об общей тенденции хода разложения органических веществ в исследуемом ельнике. Эта тенденция сохраняется в главных чертах до времени завершения эксперимента.

Таблица 34

Убыль в весе, изменения содержания азота и общей зональности органического вещества в ходе разложения (с 15.06.1975 г. по 29.08.1978 г.)

Номер точки	Парцелла	Продолжительность опыта			Продолжительность опыта					
		12 месяцев			25 месяцев			39 месяцев		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
1	Елово-щитовниковая	36,4	7,88	1,40	67,0	9,10	1,19	69,0	15,2	1,26
2	Елово-кисличная	35,6	7,25	1,02	59,8	5,50	1,61	59,0	22,2	1,19
3	Елово-лещиново-разнотравная	34,4	6,20	1,32	60,8	6,50	1,49	61,0	18,8	1,33
4	Елово-лещиново-зеленомошная	45,0	4,77	0,94	35,0	6,60	0,95	73,5	40,27	1,19
5	Елово-мертвопокровная с густым еловым подростом	34,5	6,38	1,30	54,5	6,60	1,61	59,0	13,3	1,33
6	Березово-зеленомошная	33,8	6,70	1,86	41,7	8,08	1,22	64,0	10,5	1,26
7	Елово-березово-разнотравная с еловым подростом	31,4	6,35	0,91	57,7	8,90	0,79	—	—	—
8	Елово-березово-мертвопокровная	33,1	8,15	1,30	51,5	8,30	0,67	36,0	10,47	1,19
9	Елово-мертвопокровная	27,6	6,50	0,64	39,2	8,90	0,99	33,0	10,66	1,16

Примечание. 1 — % разложения опада от исходного веса; 2 — общая зольность; 3 — содержание азота.

Прежде чем перейти к анализу влияния экологических условий местообитания на разложение мертвого органического вещества, остановимся на некоторых особенностях качества заложенного материала. Максимальная скорость деструкции характерна для прироста хвои ели (за год до 45%, за два года — 60%), минимальная — для ветвей ели заключаются в их неодинаковом биохимическом и минеральном составе. Известно, что количество легкорастворимых органических веществ, азота, оснований и минеральных веществ в приросте больше, а труднорастворимых — лигнина, целлюлозы и гемицеллюлозы меньше, чем в одревесневших растительных остатках (Частухин, Николаевская, 1969; Родин, Базилевич, 1965). Известно также и то, что энергией минерализации растительных остатков управляет количество легкорастворимых органических веществ (Кравков, 1911).

Разнообразие экологических условий на трансекте (см. табл. 33) не могли не сказаться на скорости разложения опада. По экологическим условиям, способствующим или замедляющим деструкционные процессы, выделенные парцеллы можно разделить на три группы. В первую, характеризующуюся наиболее неблагоприятными для разложения опада условиями (минимальное коли-

чество осадков, проникающих к поверхности подстилки вследствие перехвата большей их части кронами елей или густого елового подроста, отсутствие разнотравья, богатого зольными элементами), включены те же парцеллы, для которых отличительным признаком является преобладание "неактивной" фракции подстилки над "активной". Это елово-березово-мертвопокровная, елово-мертвопокровная и елово-мертвопокровная с густым еловым подростом парцеллы. Особенно низкая скорость разложения органических веществ отмечена в елово-мертвопокровной парцелле (табл. 34). По соотношению фракций подстилки к этой же группе относится и елово-лещиново-зеленомошная парцелла (см. рис. 22), однако добавление к опадку листьев лещины, обилие разнотравья, большое количество видов и плодовых тел сапрофитных макромицетов, участвующих в деструкции особо стойких органических веществ, повышенное в сравнении с мертвопокровными парцеллами количество проникающих к поверхности почвы осадков значительно ускоряют процессы деструкции в этой парцелле.

Вторую группу парцелл характеризуют более благоприятные сочетания экологических условий и преобладание "активной"

фракции в составе подстилки. К ней относятся елово-щитовниковая, елово-кисличная, елово-лещиново-разнотравная парцеллы. Во все сроки наблюдений здесь отмечена высокая скорость разложения мертвого органического вещества, составляющая 34,4–36,4% от исходного. Очевидно, для исследуемого ельника подобные сочетания влаги и тепла можно считать оптимальными для реализации процессов деструкции. Максимум разложения опада наблюдается в подстилке елово-щитовниковой парцеллы.

Промежуточное положение по темпам разложения опада занимает третья группа парцелл, куда входят березово-зеленомошная и елово-березово-разнотравная с еловым подростом парцеллы. Показатели скорости разложения (33,8–34,5%) здесь близки к средним значениям для ельника. Увеличение скорости деструкции органического вещества в названных парцеллах связано, вероятно, с наличием богатого зольными элементами листового опада.

К концу опыта отмеченные различия в скорости разложения опада увеличиваются: для первой группы парцелл разложение составило 33–36%, для второй – 59–73%, для третьей – 59–64%. Таким образом, к концу третьего года эксперимента отклонения в скорости деструкционного процесса в различных парцеллах трансекты достигли двукратных величин.

Мертвые органические вещества, представленные в опаде и подстилке различными по структуре и химизму фракциями, проходят преддеструкционный процесс еще в прижизненном состоянии. Поступая в опад, они немедленно подвергаются многочисленным факторам, направленным на максимально быстрое их разложение. К абиотическому фактору, наиболее действенному на начальных стадиях разложения, прибавляется огромное количество организмов, участвующих в биологическом распаде органических веществ. Вымывание водно- и легкорастворимых веществ приводит к еще большему нарушению анатомического строения и структуры опада. Одновременно с этим подстилочные беспозвоночные ускоряют процесс деструкции органического вещества, механически измельчая его, ферментативно обрабатывая и стимулируя деятельность микроорганизмов. Они являются возбудителями биохимических процессов в подстилке (Гиляров, 1965; Курчева, 1971; Злотин, Ходашева, 1974). Далее процессы разложения реализуются многовидовыми группами грибов, актиномицетов, бактерий, простейших и пр. Однако интенсивность их деятельности зависит в первую очередь от экологических условий местообитания, среди которых ведущими факторами выступают субстрат (его количество и качество), а также гидротермический режим (Бурова, Второва, 1980).

Неоднородность экологических условий на трансекте оказа-

лась недостаточной для больших различий в реализации начального этапа деструкции — абиотического, зависящего в большой степени от количества проникающих к поверхности почвы осадков и инсоляции (см. табл. 33). Данные, приведенные в этой таблице, показывают, что амплитуда колебаний этих показателей для рассматриваемых участков трансекты не велика. По-видимому, значимость абиотического фактора при деструкционных процессах целесообразно рассматривать не в пределах одного биогеоценоза, а на уровне либо различных по составу древесных пород лесов, либо в зональном аспекте.

Для выявления роли абиотического фактора в разложении органических веществ были проведены опыты с изоляцией навесок опада от деструкторов (обработка толуолом) и от поверхности почвы (заклужение навесок в воронки). В этом варианте опыта потери в весе образца (в % от исходного) оказались невелики и составили для хвои 3,7%, а для ветвей — 2,4%. В варианте с изоляцией опада, но без обработки толуолом потери в весе были близкими и составили для хвои 4,7%, для ветвей — 2,8%. Участие микроорганизмов в деструкции опада во втором варианте ограничивалось низкой влажностью, а иногда и полным пересыханием субстрата в воронках.

В третьем варианте эксперимента с использованием углубленных до уровня подстилки воронок с опадом в разложении принимают участие абиотические факторы, микроорганизмы, почвенные грибы и поверхностно активные виды сапрофагов. Разложение опада при участии указанного комплекса факторов за 12 месяцев составило в среднем по трансекте $27,7 \pm 1,3\%$, за 25 месяцев — $42,1 \pm 4,0\%$ от исходного веса.

Последний вариант опыта — опад, заключенный в капроновую сетку и заложенный в верхний, 2-3-сантиметровый слой подстилки — аналог естественного разложения опада. Убыль в весе навесок за 12 месяцев в этом случае составила $3,46 \pm 1,6\%$, за 25 месяцев — $51,5 \pm 3,8\%$, а к концу опыта — $56,8 \pm 5,2\%$. Различные фракции опада в мешочках резко отличаются от таковых в предыдущих вариантах, прежде всего структурно-измельченной массе полуразложившихся остатков хвои и ветвей, густо переплетенной мицелием грибов, и преобладанием фракции "трухи".

Ниже приводится таблица, показывающая участие различных факторов в разложении елового опада в исследуемом ельнике (табл. 35).

Рассмотрим несколько подробнее процесс разложения органических веществ в последнем варианте эксперимента. В деструкции здесь принимает участие все живое население подстилки и абиотические факторы, роль которых количественно оценена выше. Значение мезофауны в процессах разложения на трансек-

Т а б л и ц а 35

Участие абиотических и биотических факторов в разложении опада, % от общего разложения (минимум—максимум)

Вариант опыта	Потеря в весе (хвоя, хвоя + ветви, ветви ели), %
Разложение с участием только абиотических факторов	8,8—10,7
Разложение с участием микроорганизмов	10,3—13,6
Разложение с участием микроорганизмов и поверхностных сапрофагов	36,2—44,8
Разложение в естественных условиях	37,3—55,4

те, вероятно, как и во всех ельниках, невелико, поскольку количество видов и численность минимальны (Дылис и др., 1973). Активность представителей мезофауны в исследуемом ельнике проявляется в основном в листовенных парцеллах весной во время более или менее постоянной оптимальной влажности почвы. Количество микромицетов и бактерий в противоположность мезофауне на трансекте велико и сосредоточено в основном в верхнем слое подстилки приствольных участков. При переходе от слоя L к ферментативному и затем к гумусовому горизонту общая численность почвенных грибов и бактерий резко падает. В опаде и верхних слоях подстилки наиболее представлены эпифитные грибы из семейства *Dematiaceae* (Чернова и др., 1978), составляющие 80—90% от общего числа выделенных форм. Среди видов с особо высокой численностью выделяются виды рода *Aspergillus*, специализирующиеся на разложении пиктина межклеточных пространств. Этот процесс является начальным этапом биохимического превращения свежего опада. К видам *Aspergillus* примешиваются муконовые грибы, расщепляющие легкодоступные углеводы и сопровождающие весь процесс деструкции до образования гумуса. Пространственное распределение микроорганизмов обнаруживает те же закономерности, что и подстилка, т.е. в прикомлевых участках елей их количество во много раз больше, чем в межкрупных пространствах. Так, по данным К.М. Запрометовой (Чернова и др., 1978), в исследуемом ельнике в приствольных участках и слое обнаружено 133,5 тыс. грибных зародышей на 1 г свежего образца, а в межкрупном пространстве и на участках, приуроченных к периферии крон ели, в том же слое — 48,3 тыс. Аналогичная амплитуда колебаний численности грибных зародышей наблюдается для конкретного местообитания при переходе от слоя F к гумусовому. Распределение бактерий на трансекте носит аналогичный характер.

Животные сапрофаги, не связанные так тесно, как микроорганизмы, с субстратом, все же проявляют некоторую избирательность к различным местообитаниям и слоям подстилки. Так, на трансекте коллемболы верхнеподстилочной жизненной формы *Ogchesella bifasciata*, *O. cineta*, *Entomobrya corticalis*, *E. nivalis* характерны для выраженных слоев L и F (Чернова и др., 1978). Максимальная численность микроартропод наблюдается в елово-мертвопокровной парцелле и превышает в полтора—два раза их количество на всех остальных участках трансекты (исключение составляет елово-лещиново-разнотравная парцелла). Остальные группы мелких членистоногих: панцирные и гамазовые клещи, личинки насекомых и коллемболы в общих чертах распределяются на трансекте так же, как и микроорганизмы. Мертвопокровные парцеллы с максимальными запасами подстилки выделяются на фоне других высокой численностью оribатид. Обилие некоторых массовых форм (виды рода *Suctobella* и *Oppiella nova*) на этих участках в отдельные фенологические сроки превышает в два—семь раз численность названных видов в елово-кисличной, елово-лещиново-разнотравной и березово-зеленомошной парцеллах (данные Н.М. Черновой и З.М. Тарба).

Грибы макромицеты, относящиеся к напочвенным сапротрофам, обладают большей, чем микроорганизмы и сапрофаги, приуроченностью к определенному субстрату. Максимальным видовым разнообразием и высокой численностью плодовых тел напочвенных сапротрофов отличаются хвойные парцеллы. Их пространственное размещение определяется в первую очередь количеством и фракционным составом субстрата. Видовой состав и обилие грибов может с большой степенью достоверности служить индикатором фракционного состава опада и подстилки, а также соотношения "активной" и "неактивной" фракций. Численность видов указывает на количество перерабатываемого грибами субстрата и на доминирующее значение макромицетов в деструкции клетчатки и лигнина. На трансекте в парцеллах, характеризующихся высокой долей в подстилке "неактивной" фракции, отмечено максимальное количество видов и плодовых тел сапротрофов, приуроченных в своем развитии к погребенным шишкам, ветвям, коре ели (табл. 36). Это виды *Collybia dryophylla*, *Marasmius bulliardii*, *Micromphale perforans*, *Mycena rubromarginata* в елово-лещиново-зеленомошной, елово-березово-мертвопокровной и елово-мертвопокровной парцеллах. На участках 2, 3, 4, 6 и 7, соответствующих определенным парцеллам (см. табл. 34) и характеризующихся преобладанием разложения органического вещества над его накоплением, наблюдается массовое плодоношение гумусовых сапротрофов (виды родов *Inocybe*, *Clitocybe*, *Lepiota*, *Agaricus*). Парцеллы с выраженным ферментативным

Т а б л и ц а 36

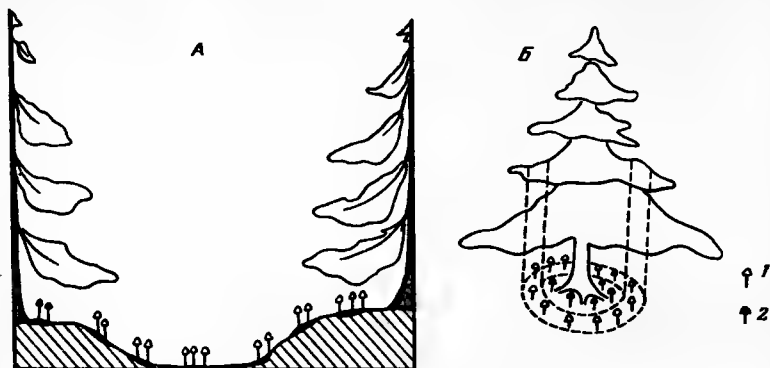
Распределение сапротрофов в парцеллах ельника лещиново-разнотравного (с 15.06 по 15.09.1980 г.)

Парцелла	Число сапротрофов, видов, экз./м ²				Всего	
	на опаде	подсти- лочных	на погребенных пищках, коре	гуму- совых	видов	экземп- ляров
Елово-щитовниковая	1 : 7	3 : 8	0	2 : 11	6	26
Елово-кисличная	3 : 17	4 : 7	1 : 9	2 : 20	10	49
Елово-лещиново-разнотравная	1 : 3	4 : 11	2 : 11	5 : 31	12	45
Елово-лещиново-зеленомошная	1 : 6	5 : 10	2 : 6	5 : 27	13	43
Елово-мертвопокровная с подростом ели (Н-1-1,5 м)	1 : 2	4 : 5	0	2 : 14	7	21
Березово-зеленомошная	1 : 8	3 : 16	1 : 5	4 : 11	9	36
Елово-березово-разнотравная	1 : 8	6 : 16	1 : 8	4 : 10	12	34
Елово-березово-мертвопокровная	2 : 20	5 : 30	1 : 3	1 : 6	8	62
Елово-мертвопокровная	1 : 20	2 : 44	2 : 15	0	5	81

слоем, хорошо развитой и стратифицированной подстилкой (точки № 7, 8 и 9) выделяются обилием подстилочных сапротрофов, мицелий которых расположен в слое F. Они представлены в основном видами рода *Mycena* (*M. sanguinolenta*, *M. vulgaris*, *M. chlorinella* (рис. 23). Количество их экземпляров достигает 44 шт/м² (елово-мертвопокровная парцелла). Такое массовое развитие подстилочных сапротрофов характерно как для парцелл со средними темпами разложения органики (№ 5, 8), так и для елово-мертвопокровной парцеллы, отличающейся от всех остальных замедленной скоростью деструкционных процессов.

С некоторым приближением можно оценить роль подстилочных сапротрофов (за время опыта — 39 месяцев) в разложении органических веществ в 10–12% (от исходного). В сравнении с лабораторными опытами по разложению субстрата чистыми культурами сапротрофов в естественных условиях грибы реализуют свои возможности не более чем на одну треть.

Обобщая все вышесказанное, надо отметить, что специализация отдельных видов подстилочных сапротрофов к определенным этапам разложения субстрата, т.е. сукцессионная смена группировок представляет собой результат сужения экологических ниш видов. От верхнего слоя подстилки к нижним прослежива-



Р и с. 23. Формирование пятен *Mycena sanguinolenta* (А) и распределение экологических ниш (Б) между *Mycena vulgaris* и *M. chlorinella*
1 — *M. vulgaris*; 2 — *M. chlorinella*

ется снижение экологического разнообразия, в связи с чем нарастает устойчивость группировок от эфемерных к постоянным, уменьшается зависимость видов от микроклиматических особенностей фитосреды. Пространственное и временное разделение экологических ниш, выражающееся в специализации по фракциям подстилки и в сукцессиях, обеспечивает огромное видовое разнообразие группировок напочвенных сапротрофов. Между трофически и фенологически совпадающими видами наблюдаются конкурентные отношения, которые разрешаются путем пространственного распределения.

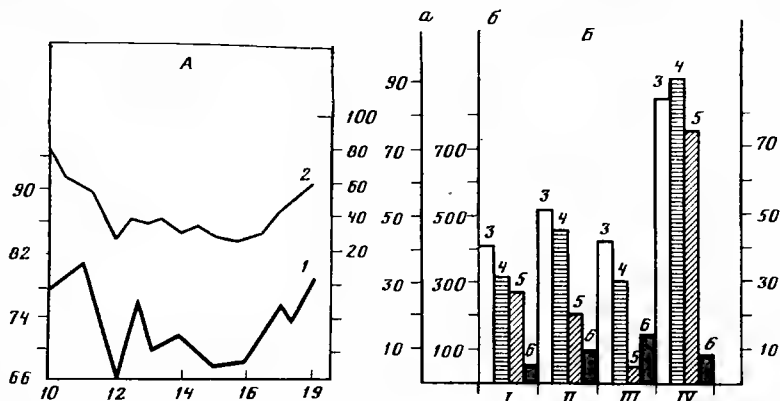
РЕЖИМ ВЛАЖНОСТИ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ГРУППИРОВОК НАПОЧВЕННЫХ САПРОТРОФОВ

Количество осадков, их характер и частота выпадения оказывают существенное влияние на развитие макромикетов наравне с другими экологическими факторами. В лесных биогеоценозах со сложной горизонтальной и вертикальной структурой, как правило, очень трудно выявить закономерности в распределении осадков под пологом древостоя. По данным Л.О. Карпачевского (1977), в еловые парцеллы поступает в среднем 30–60% от количества осадков, выпадающих на открытое место (луг, поле), в парцеллы дуба — 60–85%, березы — 56–100%, липы — 100%. Осадки, проходящие сквозь крону деревьев, не только увлажняют почву под их пологом, но и приносят значительное количество веществ, захватываемых ими из воздуха и вымываемых из листьев и коры деревьев. При этом происходят значительные изменения в химизме и водно-физических свойствах подстилки и почвы. Концентрация веществ, содержащихся в дождевых во-

дах, проходящих сквозь кроны деревьев, варьирует в зависимости от породы деревьев. Так, под ель поступает наименьшее количество осадков, а сток по стволу ели в 2–10 раз слабее, чем по стволам дуба, березы, липы (Карпачевский, 1977). Осадки, прошедшие через крону ели содержат повышенное количество калия, а иногда и сильно подкисляются (до pH 4). Под дубом и осиной осадки, напротив, обладают довольно постоянной слабокислой реакцией (pH 5,6) и повышенным содержанием Са. В результате перераспределения осадков под пологом леса, обусловленного геометрической структурой крон и распределением деревьев по площади, у стволов и в межкروновых пространствах подстилка и почва всегда оказываются влажнее (Медведев, 1976). Поступление осадков на единицу площади в приствольном круге значительно (в 3–4 раза) превосходит поступление осадков под кроны, что связано с собирательным эффектом ствола дерева. По данным Л.О. Карпачевского (1977), за четыре месяца (июль–октябрь) в приствольном круге березы (0–10 см) выпадает 670 мм осадков, а под кроной (10–120 см) — 180 мм, для осины эти цифры составляют соответственно 620 и 204 мм, дуба — 220 и 210 мм, для ели — 30 и 58 мм. В последнем случае под кроны поступает почти вдвое больше осадков, чем у стволов ели. Такое распределение осадков в ельниках подтверждается и исследованиями В.Н. Второвой (1978).

Водный режим и влажность подстилки определяются главным образом соотношением атмосферной влаги и испарением с ее поверхности, так как воднокапиллярная связь подстилки с минеральными горизонтами почв выражена чрезвычайно слабо (Санников, Захаров, 1978).

Мощность и структура подстилки оказывают самое непосредственное влияние на суточную и сезонную динамику влажности различных ее слоев. Динамика связана как с количеством поступающих к поверхности подстилки осадков, так и с относительной влажностью приземного слоя воздуха. В ельнике легиново-разнотравном характер кривой сезонной динамики влажности воздуха отображен в колебаниях влагообеспеченности подстилки (рис. 24). Исследования по изучению зависимости влажности подстилки от ее запасов показали полную идентичность их изменений. Уменьшение мощности подстилки влечет за собой не только меньшую по абсолютной величине влажность, но и, что важно для сапротрофов, большую амплитуду ее колебаний (см. рис. 24). Этот факт безусловно оказывает влияние на видовой состав и численность плодовых тел напочвенных сапротрофов. По многолетним наблюдениям (1965–1980 гг.) *Muscena sanguinolenta* приурочена в большинстве случаев к прикомлевой части деревьев. Вероятность этого равна для ели — 0,95, для березы — 0,1, сосны — 0,1–0,2, для осины — 0.

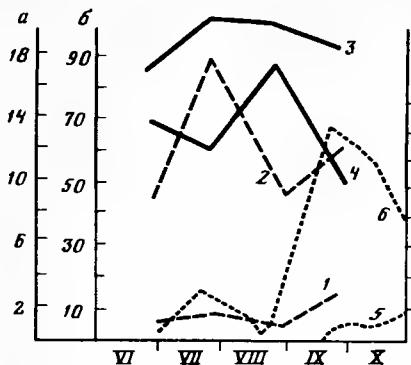


Р и с. 24. Суточная динамика влажности воздуха и подстилки (А) и зависимость численности напочвенных сапротрофов от некоторых экологических факторов в парцеллах ельника лешиново-разнотравного (Б)

А: по оси абсцисс — время суток, ч; по оси ординат: слева — относительная влажность воздуха, %; справа — влажность подстилки, %; 1 — влажность воздуха; 2 — влажность подстилки. Б: по оси абсцисс — парцеллы, по оси ординат: слева — а — влажность подстилки, %; б — запасы подстилки, г/м²; справа — численность грибов, экз/м²; 3 — запасы подстилки; 4 — влажность подстилки; 5 — численность подстилочных сапротрофов; 6 — численность гумусовых сапротрофов. Парцелла: I — кисличная; II — лешиново-разнотравная; III — еловая с еловым подростом; IV — елово-мертвопокровная

Максимального обилия в приствольном круге ели достигает и другой вид сапротрофов — *Micromphale perforans* вместе с *Marasmius bulliardii* и другими немногими видами, образующими группу сапротрофов на опаде. Они в наибольшей степени зависят от количества осадков, характера их выделения и относительной влажности воздуха. Многочисленные плодовые тела этих видов появляются с июня по октябрь сразу после дождей (через 6–12 ч), при условии, что количество выпавших осадков не ниже 10–15 мм и существуют до тех пор, пока влажность субстрата и относительная влажность приземного слоя воздуха держится на уровне не ниже 60%. При переходе этой границы карпофоры названных видов "увядают". Проведенные нами опыты показали, что интенсивность дыхания "увядших" плодовых тел *M. perforans* в 7–13 раз ниже, чем у экземпляров, взятых после дождя.

Распределение осадков под пологом леса зависит также от интенсивности и продолжительности дождей, силы и направления ветра, от температуры воздуха и субстрата в данный момент наблюдений. Так, например, в очень засушливый вегетационный период 1972 г. при максимально высоких для района исследований температурах воздуха (до 36°) изредка выпадавшие дожди (3–5 мм) не доходили до поверхности подстилки под полог леса, так как

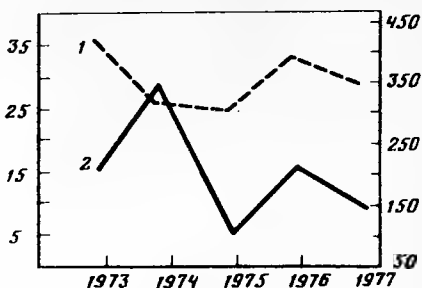


Р и с. 25. Количество осадков и среднесуточная температура в 1971–1972 гг. По оси абсцисс – месяцы, по оси ординат: слева: а – температура; б – осадки, мм; справа – биомасса напочвенных сапротрофов, г/м² (абс. сух. вес). Количество осадков: 1 – в 1971 г.; 2 – в 1972 г.; среднесуточная температура: 3 – в 1971 г.; 4 – в 1972 г. Масса сапротрофов: 5 – в 1971 г.; 6 – в 1972 г.

относительная влажность воздуха была очень низкой (45–55%), что вызывало их испарение. Экстремальный в отношении термического режима и режима влажности вегетационный период 1972 г. оказался очень удобным для экспериментов, целью которых являлось выяснение роли осадков в развитии напочвенных сапротрофов (видового состава и численности) и границ их толерантности по этому фактору. На рис. 25 приводятся данные о среднесуточных температурах воздуха и количестве осадков в 1972 г. в сравнении с 1971 г., близким по изучаемым показателям к среднемноголетним данным. Влажность подстилки в 1972 г. колебалась в пределах 18–83%, что в два-три раза меньше, чем в 1971 г.

С 5 по 10 августа, т. е. в период массового в другие годы появления подстилочных сапротрофов в ельнике лещиново-разнотравном, был проведен следующий эксперимент. На 12 однометровых квадратах, на которых производились наблюдения за всеми экологическими характеристиками и появлением плодовых тел сапротрофов, с различной периодичностью была вылита месячная норма осадков (40–60 мм). На двух площадках количество осадков было доведено до 120 мм. Для контроля было оставлено пять площадок. Ни на одной площадке макромицеты не появились. Поскольку можно предположить, что влага "растекалась" за пределы экспериментальной поверхности, опыт был несколько усложнен. Чтобы изолировать объем искусственно увлажняемой подстилки и почвы, было установлено девять цилиндров (Н – 20 см, Д – 25 см) в непосредственной близости от учетных площадок. Причем одни цилиндры были погружены в почву на всю высоту, чтобы по возможности исключить влияние поверхностной, сосущей корневой системы деревьев и трав, другие – на половину высоты, третьи устанавливались на поверхности почвы. Дополнительно в каждый из цилиндров были положены веточки и хвоинки ели с увядшими плодовыми телами *Marasmius bulliardii*. Объем изолированной

Р и с. 26. Количество осадков (май–октябрь) (1) и масса плодовых тел макромицетов (2) в различные годы исследований в липо-дубняке снытево-волосисто-осоковом. По оси абсцисс – годы исследований; по оси ординат: слева – масса грибов, кг/га (абс. сух. вес.), справа – осадки, мм



внутри цилиндров подстилки и почвы ежедневно увлажнялся (в течение 5 дней), причем количество осадков в них доводилось до месячной нормы (40–60 мм). Поставленные опыты с поливами ни на площадках, ни в цилиндрах не дали положительных результатов, т. е. плодовые тела напочвенных сапротрофов и *M. bulliardii* не появились в течение последующих 20–25 суток (Бурова, 1978а). Таким образом, этот эксперимент показал, что оптимальное значение только одного фактора (в данном случае влагообеспеченности субстрата) при сохранении экстремальных и неблагоприятных значений остальных факторов (температурный режим, влажность воздуха) не может вызвать появления подстилочных сапротрофов даже в фенологически оправданные сроки их плодоношения. При этом факт гибели мицелия можно, пожалуй, исключить, поскольку экспериментально доказано (Bohus, 1956), что мицелий напочвенных макромицетов может выдерживать полугодовое высушивание и оставаться после этого жизнеспособным при одном условии – связи с источником питания.

Амплитуда колебаний количества выпадающих за вегетационный сезон осадков достигает в условиях умеренного климата (Подмосковье) величины, сравнимой с суммой осадков, поступающих к поверхности почвы за весь год (см. рис. 8). Причем в каждом конкретном месяце амплитуда превышает среднемноголетнюю месячную норму.

Урожайность макромицетов, и в частности подстилочных сапротрофов, безусловно, оказывается в зависимости от количества выпадающих осадков, однако корреляция между этими явлениями оказывается недостоверной (рис. 26). Только сильно отличающиеся от среднемноголетних показателей величины осадков могут нарушить периодичность или цикличность плодоношения различных групп макромицетов. В основном же в лесах умеренного климата за вегетационный сезон поступает достаточное для развития грибов количество осадков. Важно не абсолютное количество осадков, а своевременность их выпадения в соответствующие различным видам фенологические сроки.

Для различных групп подстилочных сапротрофов ритмичность и обилие осадков оказываются неравнозначными. Гумусовые сапротрофы, мицелий которых надежно защищен верхнележащими слоями подстилки, в сравнении с эфемерными представителями сапротрофов на опаде более независимы от характера и величины выпадающих осадков. Однажды поступившая в гумусовый слой влага благодаря водно-физическим свойствам последнего продолжительное время остается на одном уровне, т. е. в гумусовом слое влажность субстрата более или менее стабильна. Однако реакция гумусовых сапротрофов на осадки замедлена по сравнению с реакцией сапротрофов, мицелий которых приурочен к слоям L и F подстилки (Hintikka, 1970). Стабильность режима влажности в мулевом слое находит свое отражение и в чисто морфологических особенностях, приуроченных к нему сапротрофов. Их плодовые тела по размерам намного больше собственно подстилочных макромицетов, а численность соответственно ниже.

Одинаковое количество осадков в различных местообитаниях одного и того же лесного биогеоценоза может оцениваться для грибов по-разному. Там, где имеется сплошной моховой покров, например из *Pleurozium schreberi*, влажность субстрата при одинаковом количестве поступающих к поверхности почвы осадков сохраняется гораздо дольше, чем в местообитаниях, лишенных такового. Различная по мощности и фракционному составу подстилка также неодинаково удерживает осадки. Примесь листьев к еловой подстилке существенно стабилизирует ее влажность. В липо-ельнике зеленчуково-волосистоосоковом елово-кисличная и елово-зеленомошная парцеллы получают одинаковое количество осадков, однако влажность подстилки в последней на 15–25% выше, чем в елово-кисличной. Особенно это важно для напочвенных сапротрофов в июле-августе, когда наблюдается дефицит влажности субстрата, в значительной степени определяющий плодоношение грибов. Такой же эффект, как и наличие сплошного мохового покрова, оказывает в отношении влажности подстилки густой подрост из ели (елово-мертвопокровные парцеллы).

Таким образом, количество выпадающих и доходящих до поверхности почвы осадков, характер их выпадения, частота и химизм, безусловно, оказывают существенное влияние на распределение, видовой состав и развитие карпофоров и мицелия напочвенных сапротрофов. В отдельные фенологические периоды для некоторых трофических групп грибов (сапротрофы на опаде, подстилочные сапротрофы слоя L) количество осадков может выступать в качестве определяющего фактора. Для них оптимальное (неизбыточное и достаточное) количество осадков, равное 350 мм за вегетационный сезон (май–октябрь), оказывает стимулирующее влияние на развитие при условии своевременного выпадения, со-

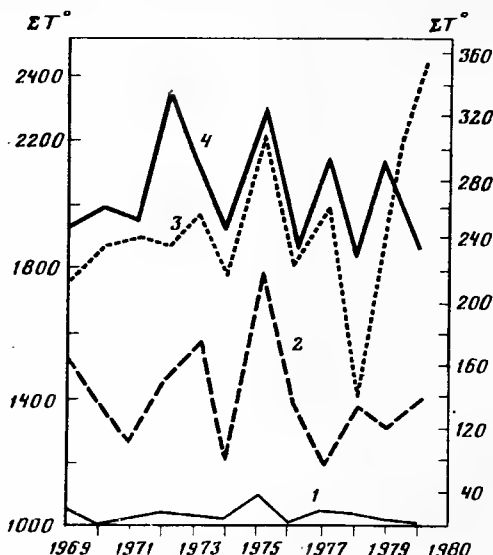
ответствующего фенологическим срокам развития. Несмотря на это, нельзя во всех случаях считать количество осадков ведущим экологическим фактором, определяющим качественные и количественные характеристики напочвенных сапротрофов.

Режим влажности подстилки неразрывно связан с ее температурой. Сочетание этих факторов определяет фенологическое развитие и численность карпофоров напочвенных сапротрофов.

ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ И ОСВЕЩЕННОСТЬ КАК ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ГРУППИРОВОК НАПОЧВЕННЫХ САПРОТРОФОВ

В микологической литературе довольно редко встречаются сведения о температурных оптимумах, необходимых для появления плодовых тел грибов в природных условиях (Бурова, 1978а). По данным Бохуса (Bohus, 1956), макромицеты делятся на несколько групп по отношению к температурным показателям их развития, причем экстремальные и наиболее оптимальные значения температуры для роста мицелия и карпофоров одного и того же вида не тождественны (Cantrell, Dowler, 1971). Учитывая это, можно предположить, что в естественных условиях выявленные различия проявятся в более резкой форме. Влияние термического режима на развитие грибов тесно связано с влажностью субстрата (Зерова и др., 1968). Так, мицелий грибов может выдерживать в лабораторных условиях температуру до 200° (Голлербах, Еленкин, 1938) при влажности субстрата не выше 10%. Однако в природе мицелий, как и плодовые тела грибов, содержит, как правило, около 80–90% воды, поэтому пределы толерантности по температуре для развития грибов в естественных условиях, естественно, снижены. Некоторые грибы, образующие ризоморфы, содержат минимум воды в мицелии, что значительно расширяет границы их жизнедеятельности.

Термический и тепловой режимы местообитаний являются функцией многих факторов, и прежде всего освещенности, структуры радиации, развития напочвенного покрова и др. В многолетней динамике суммы накопленных за вегетационный период положительных температур в условиях Подмоскovie, по нашим данным, наблюдается четкая двухлетняя цикличность, которую определяют абсолютные величины и ритмичность температур в апреле-мае (рис. 27). Июнь, июль и август по сумме накопленных положительных температур в конкретные годы исследований оставались примерно одинаковыми, за исключением 1972 г. Таким образом, тепловой режим вегетационного периода зависит прежде всего от количества тепла, приходящего к поверхности почвы в весенние месяцы.

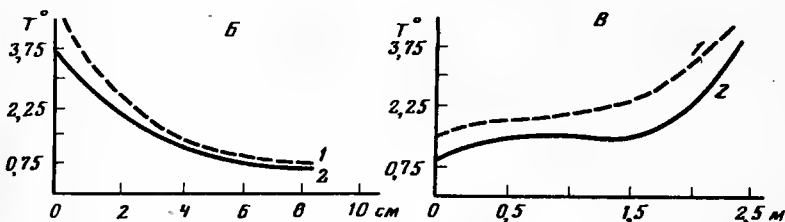


Р и с. 27. Многолетняя динамика суммы накопленных положительных температур: 1 — в марте; 2 — в апреле; 3 — мае; 4 — к первому сентября. По оси абсцисс — годы исследований; по оси ординат: слева — сумма температур к 1 сентября; справа — сумма положительных температур в марте—мае

Корреляции между суммой накопленных положительных температур и урожайностью подстилочных сапротрофов не наблюдается. Цикличность теплового режима совпадает лишь с количеством плодовых тел отдельных видов грибов, в основном симбиотрофов. Урожайность напочвенных сапротрофов чаще всего остается на протяжении многих лет исследований более или менее стабильной и колеблется в очень небольших пределах — 0,5–1,5 кг/га.

Тепловой режим субстрата определяет ряд климатических параметров условий обитания подстилочных сапротрофов, и прежде всего режим влажности. В то же время он сам зависит от многих факторов — сомкнутости древостоя, наличия или отсутствия напочвенного покрова, геометрической структуры крон отдельных деревьев, фитоклиматических особенностей доминантов травяного, мохового и лишайникового покровов, мощности и фракционного состава подстилки. Наравне с абсолютными значениями поступающего к поверхности субстрата тепла большое значение имеет и амплитуда колебаний температуры. На рис. 28 показана зависимость величины амплитуды колебаний среднесуточной температуры подстилки в зеленомошном и лишайниковом сосняках (ПТЗ) от некоторых перечисленных выше факторов. Вариабельность температуры различных слоев подстилки нарастает по мере уменьше-

Р и с. 28. Амплитуда колебаний среднесуточной температуры (10–15 августа 1979 г.) в подстилке сосняка лишайникового (1) и зеленомошного (2) в зависимости: А — от развития напочвенного (лишайникового и мохового) покрова; Б — от мощности подстилки; В — от расстояния от ствола сосны. По оси абсцисс: А — проектное покрытие, %; Б — глубина подстилки, см; В — расстояние от ствола, м



ния проективного покрытия мхов, убывания мощности подстилки и удаления от стволов сосны. В соответствии с этим распределяются и группировки подстилочных и гумусовых сапротрофов. Наибольшее видовое разнообразие и максимальная численность карпофоров подстилочных сапротрофов мезофильной принадлежности приурочены к приствольным и межкروновым пространствам, характеризующимся самыми высокими запасами субстрата в одном случае и сплошным моховым покровом в другом.

Детальные исследования теплового режима и распределения температур в пространстве и во времени и их значимости в развитии подстилочных сапротрофов проводились нами в ельнике лещиново-разнотравном на территории Малинской биогеоценологической станции ИЭМЭЖ АН СССР. На трансекте, проходящей через основные парцеллы ельника, и на дополнительных площадках размером 1×1 м изучали следующие характеристики: среднесуточная, максимальная и минимальная температуры на поверхности почвы (ежедневно в 10, 14 и 18 ч); среднесуточная температура на глубине 2–5 см, где расположен мицелий основной массы напочвенных сапротрофов; величина теплового потока на глубине 2–5 см (в $\text{кал}/\text{см}^2/\text{мин}$). При обработке полученных данных были использованы величины суммы температур, так как при изучении влияния температурного фактора на развитие внутрипочвенных организмов в природе (в данном случае грибов) важнейшим показателем во все фенологические сроки является не фактическая температура местообитания, а состояние и направленность его термического режима.

Таблица 37

Среднее пропускание ФАР (Выгодская и др., 1973), температура на поверхности почвы и на глубине 5 см в различных парцеллах липо-ельника зеленомошно-волосистоосокового (по данным 1–10 августа 1973 г.)

Парцелла	ФАР, в % от откры- того места	Среднесуточная температу- ра	
		на поверх- ности почвы	на глубине 5 см
Елово-липовая	2,6	17,9	15,8
Елово-зеленомошная	3,4	20,2	16,2
Елово-волосистоосоковая	2,8	17,4	15,4
Хвощовая в окне древесного полога	18,7	20,0	16,0

В лесных биогеоценозах приход радиации и тепла в различные парцеллы неодинаков. В качестве иллюстрации могут служить данные табл. 37, в которой приводятся результаты измерений температуры на поверхности почвы и на глубине 5 см, проведенных нами в нескольких парцеллах липо-ельника зеленомошно-волосистоосокового.

Тепловой поток определяется количеством тепла, поступающего на поверхность почвы в единицу времени. Сумма тепла за отрезок времени обозначает все накопленное за это время тепло на определенном уровне подстилки, почвы или другого субстрата. Тепловой поток является интегральной климатической характеристикой, емкой и информативной, поскольку зависит от поглощающей способности субстрата, облачности, теплоемкости и теплопроводности среды, ее структуры и влажности, наличия или отсутствия естественного покрова. Для оценки значимости температурного и теплового фактора в развитии напочвенных сапротрофов нами был использован коэффициент корреляции (r), показывающий степень связи средних значений двух величин, в данном случае изучаемых характеристик теплового режима местообитаний и количества плодовых тел и их массы. Наименьшие значения коэффициента корреляции для ельника лещиново-разнотравного были отмечены для максимальных температур на поверхности почвы. Для веса плодовых тел он равен 0,5, для числа видов — 0,6. Для среднесуточных температур и минимальных на поверхности почвы $r = 0,6–0,7$. Наибольшие значения коэффициента корреляции оказались для суммы температур на глубине 5 см ($r = 0,9$) и для суммы тепловых потоков ($r = 0,7–0,8$). Приводимые величины рассчитаны для напочвенных сапротрофов различных трофических групп.

Изучение теплового поля в еловых и сосновых культурах на территории Малинской станции показало, что независимо от погодных условий вегетационного периода отмечаются участки, на которых температура на поверхности почвы и на глубине 5 см резко отличалась от средних значений температурного и теплового фона. Такие различия проявились даже в экстремальных условиях лета 1972 г. Эти участки, связанные с бликами, распределение которых зависит от геометрической структуры крон и высоты солнца, меняются в пространстве в течение дня и определенного времени вегетационного периода. Температура в середине дня в бликах может достигать 30° и более. Все температурные параметры связаны между собой сложными, зависящими от окружающей среды взаимоотношениями; и если солнечные блики непосредственно влияют на срочные температуры, вызывая более или менее резкие повышения, то действие их на температуру нижележащих слоев подстилки и почвы оказывается модифицированным. Поэтому ограничиваться изучением только срочных температур на поверхности почвы под пологом леса в большинстве случаев оказывается невозможным, поскольку для напочвенных макромицетов, и в особенности подстилочных сапротрофов, наиболее важной и значимой характеристикой является температура на глубине 2–5 см.

Учитывая все сказанное выше, остановимся подробнее на величине теплового потока. Исследования показали, что тепловые потоки в различных парцеллах и даже в разных точках в пределах одной и той же парцеллы отличаются довольно резко, о чем свидетельствует низкий коэффициент корреляции между точками ($r = 0,02-0,3$). Таким образом, тепловые потоки дают некоторую информацию о пестроте теплового поля, чего нельзя сказать о температурных параметрах. Из всех изученных температурных и тепловых характеристик условий местообитания, влияющих на численность плодовых тел подстилочных сапротрофов, величина теплового потока наиболее тесно связана с их появлением и исчезновением. В качестве примера приведем результаты исследований за 1972 г., проведенных в мае–октябре в ельнике лещиново-разнотравном. С мая по сентябрь в количестве макромицетов наблюдались сменяющие друг друга два резких максимума и минимума. Для середины августа и начала сентября, когда отмечалось наибольшее количество карпофоров напочвенных сапротрофов всех подгрупп, соответствовали следующие значения метеохарактеристик: средняя температура на глубине 5 см — 13,3°, средняя максимальная температура на поверхности почвы — 21,4°, средняя минимальная температура — 11,0°, среднесуточная температура на поверхности почвы — 17,5°, среднее значение теплового потока — 76,6 кал/см²/сутки. Для конца июля (минимальное количество видов и карпофоров подстилочных сапротрофов)

значения метеохарактеристик были следующими: средняя температура на глубине 5 см — $11,8^{\circ}$, средние значения температуры на поверхности почвы: максимальной — $20,5^{\circ}$, минимальной — $10,1^{\circ}$, суточный — $15,8^{\circ}$, среднее значение тепловых потоков — $16,2 \text{ кал/см}^2/\text{сутки}$. Из приведенных данных видно, что средние значения температурных характеристик при максимуме и минимуме появления плодовых тел напочвенных сапротрофов мало отличаются друг от друга, в то время как значения тепловых потоков различаются в 4,5 раза. Если минимуму соответствует величина тепловых потоков $16,2 \text{ кал/см}^2/\text{сутки}$, то максимуму появления карпофоров тех же грибов — $76,6\text{--}80 \text{ кал/см}^2/\text{сутки}$.

Таким образом, значение и величина теплового потока наиболее информативны при изучении влияния теплового режима местообитаний на рост и развитие мицелия и карпофоров макромицетов. Однако изучение их в природных условиях связано с большими трудностями, заключающимися в почти полном отсутствии тепломеров АФИ и записью их показаний. Поэтому одной из важнейших задач исследования температурного и теплового режимов местообитаний является выяснение зависимостей между температурами на поверхности почвы, легко измеряемыми даже в полевых условиях, и величинами тепловых потоков в тех же участках. В таком случае, имея одну из характеристик температурного режима, можно с помощью коэффициентов получить все остальные, в том числе и величину теплового потока. Естественно, пересчетные коэффициенты будут иметь значения, не одинаковые для различных типов леса и географических зон, поэтому их определения нужно проводить в каждом конкретном случае.

Несмотря на то что различные парцеллы одного лесного биогеоценоза отличаются друг от друга по термическому режиму, все они характеризуются постепенным нарастанием температур к 13–14 ч, а затем таким же медленным спадом. Колебания температур на поверхности почвы более резкие, чем на глубине 5 см. Характер изменений и суточный ход температур влияют как на размеры и вес плодовых тел, так и на их фенологию. Например, *Muscena vulgaris* в липо-ельнике зеленомошно-волосистоосоковом первой появляется в хорошо прогреваемых местообитаниях, какowymi, как правило, являются парцеллы окон в древесном пологе. Ее появление в елово-липовой парцелле задерживается на 7–10 суток вследствие того, что температурный максимум здесь сдвинут на вечерние часы в сравнении с окружающими ее елово-зеленомошной, елово-разнотравной и хвощовой парцеллами. Средний вес (из 100 экз. *M. vulgaris*) в елово-волосистоосоковой парцелле на 10–15% меньше, чем, например, в таких благоприятных по термическому режиму парцеллах, как елово-зеленомошная или хвощовая в окне древесного полога.

Температурный оптимум развития плодовых тел и максимальной численности подстилочных сапротрофов в изучаемых лесах лежит в пределах 20–22°. Некоторые виды могут появляться и при низких температурах, даже при отрицательных. К этим видам относятся *Strobilurus esculentus*, *Mycena vulgaris*. Последняя, вероятно, благодаря слизистому покрывалу сохраняется даже под снежным покровом, наблюдаемым в некоторые годы в октябре, ноябре. После исчезновения временного снежного покрова (через 1–2 суток) плодовые тела этого вида продолжают нормально развиваться и спороносят. Другие виды *Mycena*, напротив, теплолюбивы. Плодовые тела их исчезают при наступлении минимальных температур 8–10°. К ним относятся *Mycena chlozinella*, *M. sanguinolenta*, *M. aetites*.

Освещенность относится, по-видимому, к факторам, играющим второстепенную роль в развитии плодовых тел сапротрофов. Большинство напочвенных грибов плодоносит в условиях сильной затененности, сохраняющей стабильный режим влажности субстрата. В некоторых лесных биогеоценозах, где сомкнутость крон составляет 0,9–1,0, зеленые растения почти полностью отсутствуют, а единичные экземпляры их угнетены и тяготеют в основном к опушечной зоне, куда поступает рассеянная радиация. Это в большинстве случаев ельники и сосняки 15–20-летнего возраста, в которых "напочвенный покров" представлен исключительно плодовыми телами сапротрофов различных трофических групп. В хорошо освещенных и соответственно прогреваемых местообитаниях с хорошо развитым травяным покровом подстилочные сапротрофы встречаются гораздо реже и представлены видами отдельных трофических групп, в основном сапротрофов на опаде, грибов, использующих в качестве субстрата погребенные фракции подстилки (шишки, кору), копро- и карботрофов, т. е. тех групп, которые в наименьшей степени зависят от гидротермического режима местообитаний и для которых ведущим фактором является биохимическая специфика субстрата. Таким образом, большинство напочвенных сапротрофов предпочитает затененные местообитания, лишенные прямого солнечного излучения. К ним относятся представители родов *Mycena*, *Marasmius*, *Micromphale*, *Galerina*, *Collybia*. Тепловой и температурный факторы, являясь сами по себе важнейшими в развитии мицелия и карпофоров подстилочных сапротрофов, действуют только в сочетании с другими, в частности с влагообеспеченностью субстрата, поэтому многие микологи рассматривают их параллельно и в совокупности. Убрижи (Ubrizsy, 1956) в связи с этим ввел так называемый R-фактор, который составлен температурой почвы + 10 X влажность почвы. Все качественные и количественные изменения макромицетов связываются им с R-фактором. При влажности субстрата 5–7% мицелий макромицетов

прекращает свое развитие, оптимальные значения влажности лежат в пределах 20–30%. Автор считает R-фактор самым информативным и простым в определении параметром, от величины которого зависит развитие плодовых тел и мицелия напочвенных макромицетов. Это, безусловно, верно, поскольку названные характеристики являются наравне с запасами субстрата интегральным отображением всех особенностей местообитания в лесных сообществах. Но нельзя забывать, что гидротермический режим зависит от многих факторов, в частности от развития напочвенного покрова, его пространственной структуры, морфологических особенностей доминантов травяного, мохового и лишайникового покровов (Бурова, 1974, 1976а, 1982а).

ТРАВЯНОЙ, МОХОВОЙ И ЛИШАЙНИКОВЫЙ ПОКРОВЫ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ГРУППИРОВОК НАПОЧВЕННЫХ САПРОТРОФОВ

Растительный покров формирует условия фитолимата, в которых развиваются мицелий и плодовые тела сапротрофов. С другой стороны, накопление подстилки и особенности ее сложения и фракционного состава сказываются на возобновлении растений, газовом и гидротермическом режимах почв и их оподзоливании. Величину и направленность названных процессов изменяют напочвенные макромицеты в совокупности с другими редуцентами. Посредством ускорения деструкции мертвого органического вещества они улучшают условия произрастания для представителей напочвенного покрова.

Видовой состав, проективное покрытие и пространственная структура травяного покрова в различной степени влияют на распределение и количественные показатели группировок напочвенных сапротрофов.

Влияние травяного покрова на видовой состав, обилие, временную и пространственную структуру подстилочных сапротрофов изучали в различных парцеллах дубо-ельника волосистоосокового, липо-ельника зеленчуково-волосистоосокового и липо-ельника зеленомощно-волосистоосокового на Малинской биостанции. В качестве опытных растений были выбраны *Carex pilosa*, *Dryopteris filix-mas*, *D. linnaeana*, *Equisetum sylvaticum*. Выбор на них пал потому, что они играют существенную роль в сложении широко распространенных в ельниках парцелл и обладают различными морфологическими особенностями, оказывающими влияние на гидротермический режим подстилки как субстрата для подстилочных сапротрофов.

Осока волосистая — доминант травяного покрова зонального типа леса в районе исследований, создает под своим "пологом"

микрoэкологические условия, резко ограничивающие рост и развитие мицелия и плодовых тел напочвенных сапротрофов. Вегетативное размножение осoки способствует образованию очень плотного и густого покрова. Ее отмершие листья рыхлым и толстым слоем в 4–5 см покрывают поверхность подстилки, механически препятствуя росту плодовых тел сапротрофов, имеющих в большинстве своем небольшие размеры. Почва и подстилка под "пологом" осoки сильно иссушаются. Большая фитомасса листьев расходует большое количество влаги на транспирацию (в полтора–три раза больше, чем, например, звездчатка или вероника, (Солнцева, 1982)). Очес почти полностью исключает развитие мохового покрова и подроста ели, стабилизирующих гидротермический режим местообитаний. Таким образом, микроклимат, создаваемый осoкой волосистой, отличается резко выраженной "ксерофитностью".

Разделение на экологические ниши, связанные с пространственным распределением участков по направлению от стволов деревьев к периферии крон, в волосистоосoковых парцеллах не выражено, так как она вплотную "подходит" к комлю. К поверхности почвы в названных парцеллах проникает осадков на 15–20% меньше, чем в другие еловые парцеллы, расположенные в непосредственной близости от нее, например в елово-зеленчуковую или елово-кисличную (Бурова, 1976а). Температура на поверхности подстилки под очесом осoки в дневные часы на 1,5–2° выше, а после 18 ч на 1–1,5° ниже, чем в окружающих еловых парцеллах с иными доминантами травяного покрова. Таким образом, количество видов подстилочных сапрофитов в три раза, а численность в пять–шесть раз в волосистоосoковой парцелле меньше, чем в елово-кисличной или елово-зеленомошной парцеллах. Микроэкологические условия, создаваемые осoкой волосистой, влияют также на размеры и оводненность плодовых тел напочвенных сапротрофов. Средний вес и высота широко распространенных во всех парцеллах липо-ельника зеленомошно-волосистоосoкового экземпляра *Muscena chlorinella* и *M. vulgaris* на 10–15% меньше, чем в других еловых парцеллах; ниже здесь и содержание воды в плодовых телах этих видов (в среднем на 10%). При удалении весной очеса и зеленой массы осoки к концу августа в большом количестве появляются не отмеченные ранее в этих местообитаниях виды подстилочных сапротрофов — *Muscena flavoalba*, *M. rosella*, *M. citrinomarginata*, *M. lactea*. Это значит, что мицелий названных видов находится в подстилке волосистоосoковой парцеллы, но жизненность его намного ниже, чем в других еловых парцеллах, и находится на уровне полного исключения плодообразования. Таким образом, осoка волосистая при условии ее доминирования в травяном покрове оказывает явно угнетающее влияние на развитие большинства представите-

лей подстилочных сапротрофов путем ксерофитизации гидротермического режима под ее "пологом" и механического воздействия оcesa на карпофоры.

Щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*) — доминант травяного покрова в большинстве парцелл, расположенных в окнах древесного полога. Его особи, отстоящие друг от друга на относительно большом расстоянии, создают микроклимат, в общих чертах сходный с тем, что образуется под "пологом" осоки волосистой. Крупнопоротниковые парцеллы характеризуются очень резкими по сравнению с другими парцеллами суточными и сезонными колебаниями температуры и влажности приземного слоя воздуха и подстилки. В отличие от елово-волосистоосоковых в парцеллах, расположенных в окнах древесного полога, наблюдается повышенная (максимальная для типа леса) освещенность и наибольшее количество осадков, достигающих поверхности почвы. Учитывая эти факторы, и в особенности последний, можно было бы предположить в этих парцеллах и максимальное видовое разнообразие, и численность плодовых тел напочвенных сапротрофов. Однако на примере крупнопоротниковых парцелл можно убедиться в обратном, а также в том, что видовой состав и обилие макромицетов нельзя связывать только с одним или двумя экологическими факторами, например с количеством осадков или с освещенностью местообитаний. Поверхность почвы под "пологом" щитовника мужского полностью лишена травяного покрова нижнего яруса, моховой покров развит чрезвычайно слабо и никогда не создает сплошного ковра. Подстилка здесь маломощна и в некоторых случаях полностью почву не покрывает. Немногочисленные представители напочвенных сапротрофов приурочены в основном к зонам контакта крупнопоротниковых парцелл с окружающими ее еловыми парцеллами. Эта зона характеризуется небольшим увеличением запасов подстилки и некоторым разнообразием в ее фракционном составе: появлением локальных, небольших по размерам пятен мхов с преобладанием мелких лесных видов — *Brachythecium curtum*, *Eurhynchium pulchellum*, *Cirriphyllum piliferum* и единичными угнетенными экземплярами травяного покрова — *Veronica officinalis*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria holostea*. В таких переходных зонах насчитывается до 70% видов подстилочных сапротрофов, отмеченных для крупнопоротниковых парцелл в целом.

Однако не все представители рода *Dryopteris* создают неблагоприятные условия для развития подстилочных сапротрофов. Например, щитовник Линнея (*Dryopteris linnaeana*), широко распространенный в исследованных биогеоценозах и являющийся доминантом щитовниковых парцелл в ельниках, в противоположность мужскому щитовнику в силу своих морфологических осо-

бенностей создает условия, близкие к оптимальным для подстилочных сапротрофов. Плагитотропное расположение его надземных органов создает своеобразный экран, который регулирует колебания температуры и влажности приземного слоя воздуха и подстилки. Несколько ограничивает развитие макромицетов в этой парцелле отсутствие мохового покрова, однако этот "пробел" восполняется специфическим и, по-видимому, очень благоприятным биохимически для подстилочных сапротрофов субстратом, представляющим собой отмершие вегетативные органы щитовника. На этом субстрате были встречены некоторые виды Мусепа (Бурова, 1971), не обнаруженные ни в одной из окружающих парцелл. Они приурочены в своем развитии только к данному субстрату и были найдены в других местообитаниях именно на отмерших частях щитовника.

Хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*) — доминант часто встречающихся в исследованных биогеоценозах хвощовых парцелл, расположенных в окнах древесного полога. Так же как и описанные выше крупнопапоротниковые парцеллы, они получают максимальное для лесных сообществ количество осадков и света. Идентичны крупнопапоротниковым хвощовые парцеллы и по другим экологическим особенностям: режиму влажности и температуры верхних слоев воздуха (с уровня 1 м над поверхностью почвы), запасам и фракционному составу подстилки. Отличия их заключаются только в доминанте травяного покрова и проективном покрытии мхов. Однако видовой состав и численность подстилочных сапротрофов в них несравнимы (табл. 38). Таким образом, эти различия можно отнести за счет двух названных факторов при равенстве всех остальных и, что особенно важно, одинаковых запасах субстрата, т. е. в крупнопапоротниковых парцеллах минимальное видовое разнообразие и низкие показатели численности подстилочных сапротрофов не связаны с объемом субстрата и зависят только от гидротермических особенностей обитания, создаваемого щитовником мужским.

Для выяснения средообразующей роли хвоща была проведена серия экспериментов с его удалением. Результаты представлены в табл. 39. В нее входят данные по удалению мохового покрова отдельно и в совокупности с хвощом.

Проведенные микроклиматические наблюдения показали, что изменения температуры на поверхности подстилки под "пологом" хвоща значительно сглажены. Влажность субстрата на 5—15% выше, чем на участках, лишенных хвощового покрова. Двойной экран, представленный экземплярами хвоща и моховым покровом, меняет, во-первых, химизм проникающих к поверхности подстилки осадков, во-вторых, структуру радиации. В результате их взаимного действия для мицелия и карпофоров подстилочных сапротрофов

Таблица 38

Характеристика местообитания и количественные показатели подстилочных сапротрофов в крупнопортниковой и хвощовой парцеллах в окнах древесного полога*

Парцелла	Доминант травяного покрова	Проективное покрытие мхов, %	Опад, г/м ²	Освещенность, тыс. лк	Число	
					видов подстилочных сапротрофов	экземпляров/м ²
Крупнопортниковая	<i>Dryopteris filix-mas.</i>	0–5	179	1,6	17	2
Хвощовая	<i>Equisetum sylvaticum</i>	100	169	2,0	43	11

* Количество осадков (в % от открытого места), поступающих к поверхности почвы в обеих парцеллах, равно и составляет 100%.

создается парниковый эффект со стабильной и повышенной влажностью субстрата и отсутствием резких колебаний теплового режима среды.

Влияние мохового и лишайникового покрова на развитие и жизнедеятельность напочвенных сапротрофов изучалось нами в лесных сообществах на территории Малинской биостанции (дубо- и липельники волосистоосоковые с различным участием мхов в напочвенном покрове) и в сосняках Приокско-террасного заповедника (лишайниковых и зеленомошных).

Сплошной моховой покров из мезофитных лесных видов — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* — выступает в лесных сообществах в роли основного регулятора гидротермического режима подстилки и верхних слоев почвы. В дневное время в ясные солнечные дни разница в температуре на высоте 10 см над поверхностью почвы и на глубине 5 см под сплошным покровом из мхов составляет 5,8°, в пасмурные она снижается до 1,5–2°. В зависимости от сезона и конкретного года исследований различия в температуре подстилки под моховым покровом и участками, лишенными его, могут достигать 15° (июль 1972 г.). Мхи сглаживают и амплитуду колебания влажности субстрата на 10–20%, а иногда и на большую величину в зависимости от влагообеспеченности подстилки. Гидротермические условия, создаваемые сплошным моховым покровом, оказываются в лесных сообществах, особенно в сухих сосняках, оптимальными для развития мицелия и плодоношения подстилочных сапротрофов. Для некоторых видов они являются обязательными, поэтому плодовые тела их наиболее многочис-

Т а б л и ц а 39

Влияние удаления хвоща и мохового покрова на количество видов и численность подстилочных сапротрофов

Показатель	Конт- роль	Площадка		
		с удален- ным мо- ховым покро- вом при сохране- нии хво- ща	с удален- ным хво- щом при сохране- нии мохо- вого по- крова	с удаленным моховым по- кровом и хвощом
Число видов	8	4	5	2
Численность, экз./м ²	11	9	8	2

сленны в участках с развитым моховым покровом. К таким видам, в частности, относится *Leotia lubrica*. На рис. 17 показана зависимость численности *L. lubrica* от проективного покрытия мхов, которая закономерно убывает от межкروновых пространств к стволу. Сапротрофы, развивающиеся в подстилке, покрытой мхами, фенологически более растянуты, чем грибы участков, лишенных мохового покрова.

В развитии подстилочных сапротрофов не все мхи играют одинаково положительную роль. Мелкие лесные виды *Brachythecium curtum*, *B. salebrosum*, *Plagiothecium denticulatum*, не образующие обычно плотного покрова в отличие от *Pleurozium schreberi*, *Nylosomium splendens*, *Dicranum polysetum* играют незначительную роль в жизни напочвенных сапротрофов.

Изучение влияния мохового покрова на развитие грибов проводилось нами в елово-зеленомошной парцелле липо-ельника зеленомошно-волосистоосокового. Она характеризуется очень низкой по сравнению с парцеллами окон древесного полога освещенностью, небольшим количеством осадков, проникающих к поверхности почвы, а также почти полным отсутствием травяного покрова. Несмотря на кажущиеся неблагоприятные условия, численность и видовой состав напочвенных сапротрофов в елово-зеленомошной парцелле примерно идентичны с таковыми в хвощовой парцелле, где, как отмечалось ранее, создались наиболее оптимальные условия для грибов. При сравнении этих парцелл оказалось, что сходство их заключается в наличии сплошного мохового покрова, составленного из одних и тех же видов — *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Rhodobrium roseum*, — и более или менее одинаковым фракционным составом подстилки при значительных различиях в ее запасах. Таким образом, сходный видовой состав

Т а б л и ц а 40

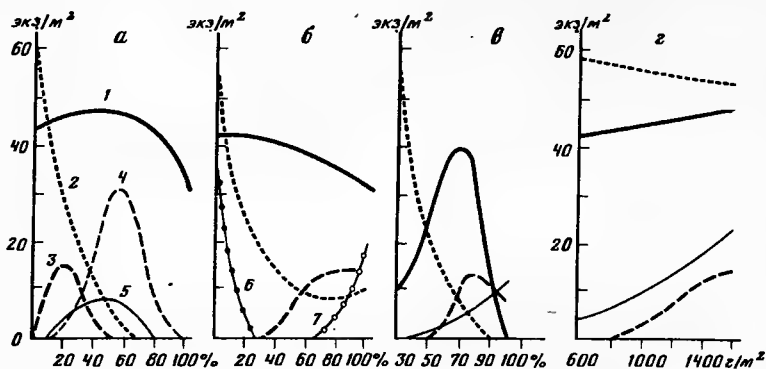
Температура и влажность подстилки на глубине 1–2 см в лишайниковых и моховых парцеллах лишайникового сосняка (по данным 10–15 июля 1978 г.)

Участок	Температура, град			Амплитуда температур, град	Средняя влажность, %
	максимальная	минимальная	средняя		
Подстилка в приствольной зоне, глубина 3 см	19,0	16,8	18,2	2,2	11,0
То же, на глубине 5 см	18,0	16,0	17,6	2,0	18,0
Подстилка в подкроновой зоне, глубина 2 см	19,0	16,8	18,2	2,2	16,0
Подстилка в межкроновой зоне, среди лишайников, глубина 1 см	20,8	16,8	19,2	4,0	10,2
Среди лишайников, на склоне, в окне	22,0	17,0	20,6	5,0	5,6
Среди мхов, на склоне	19,0	17,2	17,9	1,8	19,0

подстилочных сапротрофов можно объяснить, скорее всего, наличием сплошного мохового покрова в сравниваемых парцеллах.

Проведенные в елово-зеленомошных парцеллах опыты с моховым покровом показали, что его удаление увеличивает колебания температуры и влажности подстилки в слое 3–5 см на 10–20% в зависимости от погодных условий и фенологических сроков развития грибов. Весной и осенью колебания эти находятся на нижнем пределе, а в летние месяцы (июнь, июль) резко возрастают. Такого порядка отклонения, по-видимому, являются существенными для развития подстилочных сапротрофов. В то же время в окружающих парцеллах, где отсутствует сплошной моховой покров, иссушение почвы в середине лета достигает 30 см, а под покровом мхов влажность почвы и подстилки в течение длительного времени сохраняется более или менее постоянной.

Лишайники в силу своих морфологических и биологических особенностей в противоположность мхам способствуют ксерофитизации местообитаний. Особенности лишайниковых парцелл являются минимальные запасы подстилки, что отображается в видовом составе и пространственном распределении подстилочных сапротрофов. В них преобладают гумусовые сапротрофы и сапротрофы, развивающиеся на погребенных фракциях подстилки. Собственно подстилочные сапротрофы представлены почти исклю-



Р и с. 29. Зависимость численности подстилочных сапротрофов от экологических факторов

а — проективное покрытие трав, %; б — проективное покрытие мхов, %, в — осадки (% от поступления в парцеллы окон древесного полога); г — запасы подстилки, г/м²; 1 — *Strobilurus esculentus*; 2 — *Micromphale perforans*; 3 — *Leotia lubrica*; 4 — *Mycena chlorinella*; 5 — *Mycena flavoalba*; 6 — *Mycena sanguinolenta*; 7 — *Galerina hypnorum*

чительно видами, развивающимися на опаде. Вероятно, продукты метаболизма лишайников отрицательно действуют не только на почвенные микромицеты (Толпышева, 1980), но и на макромицеты. Они выделяют лишайниковые кислоты, обладающие антибиотическими свойствами, которые, концентрируясь в подстилке вокруг растений, препятствуют, а иногда и полностью исключают жизнедеятельность микрофлоры.

В летние солнечные дни лишайники быстро теряют влагу, нагреваясь при этом, и создают область повышенной температуры и низкой влажности. В табл. 40 приведены данные по температуре и влажности подстилки в лишайниковых парцеллах в сравнении с моховыми в сосняке лишайниковом. Они показывают, насколько велики различия в этих местообитаниях.

В моховых парцеллах лишайникового сосняка, находящихся в непосредственной близости с лишайниковыми, количество видов подстилочных сапротрофов в шесть раз, а численность карпофоров в двенадцать раз больше, чем в лишайниковых. Этот факт демонстрирует ингибирующее влияние лишайникового покрова на развитие подстилочных сапротрофов.

Таким образом, при рассмотрении роли напочвенного покрова в жизни подстилочных сапротрофов выяснилось, что травяной покров может оказывать благоприятное или, наоборот, угнетающее влияние на грибы; моховой покров выступает всегда в роли стимулятора развития сапротрофов различных трофических групп, а лишайниковый покров, наоборот, в роли ингибитора.

В заключение приведем графики зависимости численности некоторых доминантных видов подстилочных сапротрофов, развивающихся в лесных сообществах Подмоскovie, от описанных выше экологических факторов (рис. 29). Кривые распределения грибов показывают неравнозначную реакцию отдельных видов на изменения развития травяного и мохового покровов, осадки, поступающие к поверхности подстилки, на запасы субстрата. Характер пространственного размещения трофически близких и далеких видов рассчитан на уход от конкуренции путем различного отношения к факторам местообитания.

ПОДСТИЛОЧНООБИТАЮЩИЕ ОРГАНИЗМЫ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ГРУППИРОВОК НАПОЧВЕННЫХ САПРОТРОФОВ

Разнонаправленные процессы накопления и разложения подстилки находятся в прямой и непосредственной зависимости от почвенно-климатических особенностей зоны, но определяются в значительной степени количеством и видовым разнообразием организмов, населяющих ее. Для них подстилка представляет и среду обитания, и источник питания.

Все подстилочнообитающие организмы связаны между собой единой трофической цепью. Их взаимоотношения многообразны в своем проявлении и включают ряд типов, среди которых основными являются симбиоз и антагонизм, хищничество и паразитизм, нейтральные отношения и др. Необычайно высокая дублированность разложения различных сложных структур растительных тканей позволяет реализовать процесс деструкции с максимальной скоростью в самых разнообразных экологических условиях. Так, например, целлюлоза разрушается простейшими, бактериями, актиномицетами, грибами. В этом случае конкурентные взаимоотношения за источник питания между названными организмами чрезвычайно напряжены. Базидиальные грибы в большинстве своем специализированы на менее доступных для других организмов соединениях углерода и потому в некотором роде лишены конкуренции с их стороны. Жесткая трофическая приуроченность к различным стадиям сукцессионного преобразования мертвого органического вещества в сочетании с вышеуказанными особенностями позволяет грибам доминировать на всех стадиях деструкции лесного опада и отпада. Особенно это характерно для хвойных лесов (Каневская, 1964). Хвойная подстилка, обладающая низким содержанием водорастворимых органических веществ, благодаря набору воско-смоляных, терпеновых, танниновых, эфирных масел приобретает бактерицидные свойства (Witkamp, 1966) и в значительной степени ингибирует либо совершенно исключает развитие огромной

группы редуцентов — бактерий. Преобладание грибов в хвойной подстилке связано и с более экономичным у них обменом веществ в сочетании с высокой биологической активностью (Аристовская, 1965).

Функциональная специфика подстилочных сапротрофов в лесных биогеоценозах определяется, как указывалось выше, их уникальной способностью разлагать лигнинсодержащие органические вещества. Некоторые сумчатые и несовершенные грибы также обнаруживают свойства развиваться в чистых культурах на лигнинсодержащих средах, но при этом они не вызывают сколько-нибудь существенных изменений в биохимической структуре лигнина. Полное разложение лигнина осуществляется только напочвенными и дереворазрушающими сапротрофными макромицетами (Мирчинк, 1976). Продукты метаболизма, в частности ресинтеза этих грибов, являются, с одной стороны, источником питания микромицетов и некоторых групп бактерий (Егорова, 1968), например аммонифицирующих, с другой — обладают довольно высокой антибиотической активностью, ингибируя их развитие (Wagcup, 1951; Hintikka, 1970).

В чистых культурах основные агенты, разрушающие хвойный опад, представители рода *Marasmius* (*M. oreades*, *M. scorodonius*, *M. prasioanus*) полностью подавляли развитие *Penicillium cyclospium* (Зерова, Роженко, 1970). В то же время, плодовые тела культивируемых видов *Agaricus* не образуются на стерильном субстрате; для их нормального развития необходимы подстилочные микроорганизмы, находящиеся, вероятно, в симбиотических взаимоотношениях с этими видами в природных условиях (Гарибова, 1982).

В настоящее время наиболее изучены взаимоотношения почво-, подстилочно- и деревообитающих животных с грибами. Последние являются источником питания для многочисленных представителей различных групп животных — нематод, энхитриид, клещей, дождевых червей, многоножек, ногохвосток, муравьев, личинок жесткокрылых, брюхоногих моллюсков и т. д. Среди них выделяются специализированные, возникшие в результате сопряженной эволюции группы микофагов, с переходом в отдельных случаях во временный симбиоз. В результате микофагии у этих видов и групп наряду с морфофункциональной специализацией органов возник и специфический ферментативный аппарат (трегалаза, хитиназа) для расщепления лигноцеллюлозного комплекса и хитиновых оболочек гифов грибов (Стриганова, 1980). Хитин — основной опорный биополимер, осуществляющий процесс сорбции воды и частично белков в клеточной стенке грибов, по структуре и особенно кристалличности отличается от хитина беспозвоночных и микроорганизмов (Феофилова и др., 1982). Он играет важнейшую роль

в регуляции осмотических процессов в грибной клетке. От его кристалличности зависит и деструкционная способность грибов; чем она меньше выражена, тем более интенсивно проходят процессы разложения субстрата.

Среди потребителей гетеротрофных подстилочнообитающих организмов около 30% принадлежит к микофагам. Коллемболы не обнаруживают выраженной специализации в потреблении мицелия. Почти у всех исследованных видов в кишечнике обнаружены гифы и споры грибов. Активность потребления мицелия у *Oponichus grosompragus* колеблется в пределах 0,25–0,38 мг/сутки (Healey, 1967). Однако некоторые виды нематод, например *Ditylenchus destructor*, потребляют мицелий только паразитных грибов, таких, как *Fusarium*, *Sclerotium*, *Armillariella*.

Взаимоотношения между грибами и нематодами сводятся не только к использованию мицелия в качестве источника питания. В природе существует целая группа хищных грибов, в основном гифомицетов, обладающих приспособлениями в виде ловчих колец и липких сетей для улавливания нематод и впоследствии употребления их в пищу (Barron, 1976).

Максимальное количество мицелия грибов и трофически связанных с ним беспозвоночных наблюдается в ферментативном слое хвойных подстилок. Здесь сапрофаги выполняют функцию регуляции и интенсификации микробиологического этапа сукцессионного преобразования субстрата (Гиляров, 1965, 1970; Козловская, Жданникова, 1961, 1962). Орибатиды, населяющие в основном слой F, в сравнении с другими группами беспозвоночных более всего специализированы на потреблении мицелия грибов определенных видов. Взаимосвязи орибатид и грибов в процессе эволюции приобрели жесткую трофическую специализацию. Преобладающие в подстилке орибатиды в большинстве случаев не могут потреблять субстрат без предварительной обработки его грибами (Козловская, 1976; Козловская, Жданникова, 1962).

Взаимоотношения животных с грибами не ограничиваются чисто трофическими отношениями, т. е. потреблением мицелия. Изучение различного рода взаимоотношений двух названных групп гетеротрофов открывает неограниченные возможности в деле использования грибов в качестве биологических мер защиты против животных, наносящих вред сельскому и лесному хозяйству. Грибы нематодофаги используются в настоящее время в борьбе со свободноживущей в почве нематодой *Caenorhabditis elegans* (Barron, 1976). Грибы рода *Podonectria* паразитируют на щитовках, а личинки различных видов слепней поражаются грибом *Coelomomyces milko*.

Грибы среди прочих редуцентов наиболее тесно связаны со стратификацией лесной подстилки, обладая индикаторными свойствами.

ми в отношении ее запасов и фракционного состава. Животные сапрофаги в результате своей подвижности и миграционных возможностей не связаны так тесно с субстратом, как сапротрофные макромицеты. Зависимость от химизма среды для них в значительной степени опосредована и проявляется через трофические связи с микроорганизмами и грибами. Тем не менее и среди них существует определенная приуроченность к этапам сукцессии и генетическим слоям лесной подстилки. Параллельные исследования по изучению пространственного размещения подстилочных сапротрофов и беспозвоночных в различных парцеллах ельника лещиново-разнотравного показали, что по общей численности население микроартропод мертвопокровной парцеллы в полтора—два с половиной раза превышает население других парцелл.

Распределение основных групп мелких членистоногих: панцирных, гамазовых клещей, мелких личинок насекомых и коллембол не полностью повторяет распределение общей численности микроартропод. Увеличение суммарного обилия их в мертвопокровной парцелле создается в основном за счет панцирных клещей, тогда как в других группах этот подъем выражен гораздо менее резко (Бурова и др., 1982). Максимальная численность коллембол отмечена в лещиново-разнотравной парцелле. Разница в заселении подстилки отдельных парцелл довольно устойчива по годам. Различия в заселении парцелл особенно наглядны при анализе распределения отдельных видов. Мертвопокровная парцелла, слабо отличаясь по коэффициентам фаунистического сходства (по Жаккару), выделяется самыми низкими показателями биоценотического сходства (по Вайнштейну) комплекса орибатид по сравнению с другими парцеллами, что соответствует специфичности создавшихся в ней условий. Практически только к ней приурочены также виды, как *Oppia unicarinata* (Paoli), *Eremaeus heparticus* Koch, *Carabodes labyrinthicus* (Mich.), *Oppia bacaranata* Paoli, *Oribatella berleseii* (Mich.), которые в других парцеллах либо совсем не были встречены, либо отмечались единично. Спорадично распределенные *Liochthonius sellnicki* Thor., *Licneremaeus lichnorum* Mich. были обнаружены в мертвопокровной парцелле "гнездами" с численностью, в десятки и сотни раз превышающей их агрегации в других парцеллах. Вместе с тем население мертвопокровной парцеллы достоверно отличается гораздо более низким обилием таких видов, как *Parachipteria punctata* Nic., *Hypochthonius rufulus* Koch, *Punctoribatis punctum* (Koch), *Cultroribula bicultrata* Berl.

Обилие наиболее массовых форм (виды рода *Suctobelba* и *Oppiella nova* (Oudem.) здесь также было в два—семь раз выше, чем в других парцеллах.

В составе и соотношении видов орибатид других парцелл боль-

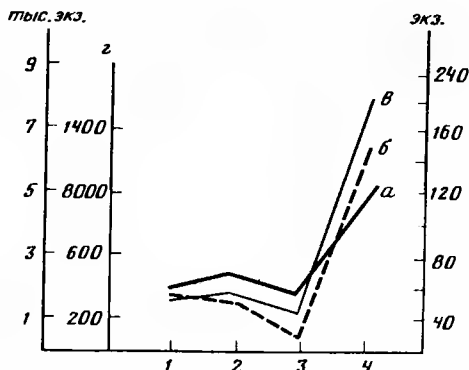
ше общего, но проявляются и некоторые особенности. Так, явно выражено тяготение к лешиново-разнотравной парцелле *Parachipteria punctata*, *Chamobates cuspidatus* (Mich.), *Cultroribula bicult-rata*. Преимущественно к кисличной парцелле приурочены *Tecto-serpheus velatus* Mich., *Punctoribates punctum*. Лишь население подстилки под еловым подростом не проявляло особых отличительных черт, характеризуясь промежуточными показателями видового и количественного состава.

В распределении отдельных видов по парцеллам не наблюдается сплошного континуума, так как население смежных участков может различаться значительно сильнее, чем более отдаленных.

Аналогичные особенности проявляются и в размещении плодовых тел подстилочных макромикетов. Мертвопокровная парцелла выделяется гораздо большим видовым разнообразием. Это видовое богатство создается в основном за счет сапротрофов, приуроченных в своем развитии к слою L и F подстилки. Гумусовые сапротрофы представлены здесь всего одним видом в отличие от других парцелл, в частности елово-разнотравной, еловой с густым подростом, где режим поступления опада и влажности способствует более быстрой переработке подстилки.

Общая масса макромикетов также резко увеличивается в мертвопокровной парцелле, что особенно относится к подстилочным сапротрофам, тогда как масса гумусовых сапротрофов максимальна в парцелле с густым еловым подростом. Таким образом, распределение видового разнообразия и обилия двух различающихся по приуроченности к степени разложения субстрата групп (подстилочных и гумусовых сапротрофов) имеет противоположный характер, отражая соотношение гумусового и подстилочного слоев в пространственной мозаике леса.

На рис. 30 прослеживается согласованность общего хода кривых, отражающих среднее распределение по парцеллам запасов подстилки, общего обилия микроартропод и плодовых тел напочвенных сапротрофов. Поскольку для многих отдельных видов и экологических групп характер распределения по парцеллам не совпадает, параллелизм хода общих кривых свидетельствует о том, что в целом среди населения подстилки численно преобладают виды, тесно связанные в своей экологии с мощностью подстилки. Конкретные механизмы этих связей оценить в деталях пока что довольно сложно, но явно, что они не ограничиваются чисто трофическими отношениями, поскольку толщина подстилки является также важным фактором, определяющим степень стабильности ее гидротермического режима. Не случайно с увеличением слоя F подстилки среди микроартропод наиболее сильно повышается численность именно тех видов, которые стенобионтны из-за чрезвычайной чувствительности к высыханию (*Orpiella nova*, виды



Р и с. 30. Распределение запасов подстилки, подстилочных сапротрофов и микроартропод по парцеллам ельника лещиново-разнотравного

Парцелла: 1 — елово-кисличная; 2 — елово-лещиново-разнотравная; 3 — еловая с еловым подростом; 4 — елово-мертвопокровная; а — запасы подстилки, г сухого веса на 15 дм²; б — общая численность микроартропод на 15 дм²; в — количество плодовых тел сапротрофов за июнь—октябрь 1973 г.

Suctobelba и такие примитивные беспанцирные формы, как *Liochthonius*, *Brachychthonius*, и др.).

Расчеты показывают, что положительная коррелятивная связь в распределении между парцеллами грибов и мелких членистоногих прослеживается только с одним фактором — запасами подстилки. Связь эта явно неоднозначна, так как в пределах отдельных парцелл может сильно ослабляться, вплоть до полного исчезновения корреляции (в еловой с густым еловым подростом парцелле). В таких случаях трудно вычленить какой-либо отдельный фактор, определяющий микрораспределение организмов. Одновременный подъем или спад численности представителей разных экологических групп в целом ряде локальных микроучастков свидетельствует о сложной мозаике микроклиматических условиях в пределах неоднородной подстилки.

Таким образом, население лесной подстилки обладает некоторыми чертами упорядоченности. Распределение отдельных видов и экологических групп микроартропод и макромицетов в лесной подстилке мозаично и достоверно отличается при сравнении отдельных парцелл. Главные различия в населении микроартропод в подстилке заключается не в видовом своеобразии, а в количественных соотношениях отдельных видов. Группировки сапротрофов сильно отличаются также и по видовому богатству, общей численности и массе плодовых тел.

Основным фактором, определяющим межпарцеллярную неоднородность в размещении макромицетов и мелких членистоногих

в изученном ельнике, является распределение общих запасов подстилки. В связи с этим существует положительная коррелятивная связь между распределением численности подстилочных сапротрофов и мелких членистоногих.

В различных парцеллах микрораспределение организмов показывает неодинаковую степень зависимости от распределения подстилки, от высокодостоверной до полного отсутствия корреляции, что указывает на полифакторную природу микро мозаичности внутри парцелл.

Все группы мелких подстилочнообитающих организмов прямо или косвенно оказываются связанными с определенными этапами сукцессий, поддерживающих "стационарный почвенный профиль", что при стратификации подстилки отражается и в пространственном разделении экологических ниш отдельных видов (Чернова и др., 1978).

Индикаторная ценность различных групп для характеристики этапов разложения органических остатков неравнозначна. Сапротрофные макромицеты более тесно связаны с химизмом среды, чем сапрофаги, а последние более чутко реагируют на изменение экологической обстановки в ходе сукцессии. При этом темп сукцессионных преобразований группировок у нематод выше, чем у коллембол, а последние более лабильны, чем панцирные клещи и, следовательно, одни группы могут характеризовать только крупные, другие — более дробные этапы общего процесса.

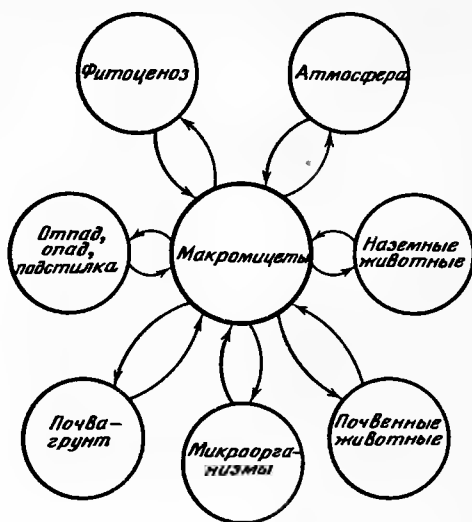
Глава 8

РОЛЬ ГРИБОВ

В ЖИЗНИ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

Жизнь большинства макромицетов неразрывно связана с лесом. Взаимосвязи грибов с лесными сообществами разнообразны и сложны. Они осуществляются через атмосферу, фитоценоз, почву, животных, микроорганизмов, детрит (рис. 31) и могут быть контактными либо разносторонне опосредованными, положительными или отрицательными, факультативными или облигатными, узкоспецифичными или универсальными.

Грибы среди всех живых организмов стоят на первом месте по интенсивности дыхания. Продуктивность дыхания грибов в чистых культурах оценивается в 2–3,5 кг CO_2 на 1 кг мицелия в сутки (Беккер, 1963). В процессе метаболизма около 80% потребленного грибами органического вещества расходуется на дыхание ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$), т.е. в кратчайший срок поступает в биоло-



Р и с. 31. Схема взаимосвязей макромицетов с компонентами лесных биогеоценозов

гический круговорот сообществ (Мухин, 1977). В связи с этим трудно переоценить роль грибов в газообмене. Кроме того, нельзя пренебрегать и огромной массой летучих веществ, выделяемых грибами в атмосферу.

В основе связей грибов с фитоценозом в целом лежит, с одной стороны, взаимообмен продуктами жизнедеятельности в процессе метаболизма, с другой — двустороннее преобразование условий среды. В последнем случае влияние растений на жизнь грибов безусловно превалирует над обратным процессом, поскольку лес и все его трофические, климатические и почвенно-грунтовые особенности определяют видовой состав, численность и распределение грибов.

Микоризообразующие макромицеты, находясь в прямой и непосредственной трофической зависимости от симбионтов, сами играют в процессах их жизнедеятельности существенную, а в экстремальных почвенно-грунтовых и климатических условиях главенствующую роль в обеспечении растений почвенными элементами минерального питания и водой. Грибы регулируют, в частности интенсифицируют, вещественный обмен между фитоценозом и почвой. Эту роль макромицетов можно считать универсальной для лесных сообществ, так как практически все деревья и многие кустарники в пределах распространения умеренных лесов микотрофны и не могли бы существовать в естественных условиях без симбиотрофных макромицетов. У высокомикотрофных пород в

сравнении с маломикотрофными значительно увеличивается объем и поверхность хвои и листьев, усиливается рост надземных и подземных органов, возрастает устойчивость к заболеваниям, вызванным различными био- и абиотическими причинами (Шемаханова, 1962; Шубин, 1973).

Для лесных сообществ особенно важна и необходима наравне с симбиотрофами деятельность и сапротрофных грибов, разлагающих мертвое органическое вещество до степени, пригодной к потреблению растениями элементов минерального питания. Эта связь взаимно необходима для растений и грибов и занимает центральное место в биологическом круговороте веществ между компонентами лесных биогеоценозов. Объем перерабатываемого напочвенными сапротрофами мертвого органического вещества в различных условиях экотопа неодинаков, но особенно он велик в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, где может быть приближенно оценен таким образом: если исключить деятельность подстилочных и гумусовых макромицетов как редуцентов мертвого органического вещества в елово-широколиственных лесах Подмоскovie, то мощность лесной подстилки достигла бы за 70 лет величины 1 м. По нашим расчетам, напочвенные сапротрофы утилизируют около 30% детрита. Для базидиомицетов, мицелий которых охватывает часто значительные пространства и нуждается в больших количествах перерабатываемого материала, связь с компонентами и слоями подстилки значительно более постоянна, чем у микромицетов и почвенных беспозвоночных. Даже качественный состав макромицетов может служить хорошим индикатором состояния и стадии разложения подстилки. Среди напочвенных сапротрофов четко выделяются группы видов, приуроченные к разным стадиям разложения подстилки: 1) сапротрофы на опаде; 2) собственно подстилочные грибы; 3) макромицеты, приуроченные к погребенным трудноразлагаемым фракциям подстилки; 4) гумусовые сапротрофы (схема). Каждой фракции подстилки и отдельным стадиям ее разложения сопутствует специфическая микосинузия, сменяющаяся со временем другой. Как показали многолетние исследования, в одной и той же порции опада происходит сукцессионная смена макромицетов. На свежем еловом опаде через несколько месяцев (в зависимости от условий местообитания) первыми поселяются виды рода *Microphale* — *M. perforans*, в дальнейшем при частичной потере структуры субстрата эти виды сменяются многочисленными представителями рода *Mycena*: *M. sanguinolenta*, *M. lactea*, далее им на смену приходят *M. vulgaris*, *M. chlorinella*, *M. rubromarginata*, их в свою очередь сменяют *M. aetites*, *M. lineata*. На почти гумусированном субстрате виды *Mycena* исчезают, уступая место представителям родов *Inocybe*, *Clitocybe*, *Collybia*, *Lepiota*.

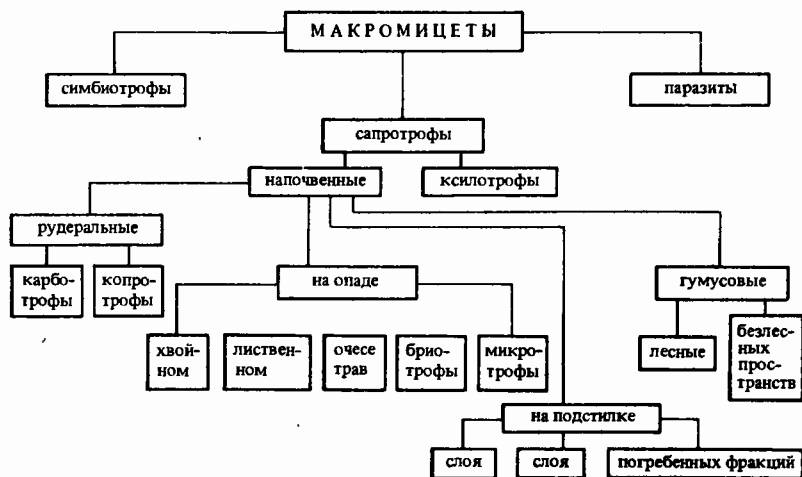


Схема трофической структуры группировок макромицетов в лесных сообществах

Специализация напочвенных сапротрофов по отношению к качественному составу субстрата вызывает значительное усложнение их структуры, о чем свидетельствует схема трофических групп макромицетов в лесных биогеоценозах, представленная на рис. 32.

Велика роль сапротрофов и в формировании гумусового горизонта лесных почв — показателя их плодородия. Ферментативный аппарат грибов в ряду микроорганизмов наиболее богат и разнообразен, что, по-видимому, и является причиной их главенствующей роли в гумусообразовании. Мощность и фракционный состав гумусового слоя находятся в непосредственной зависимости от величины и биологической активности гуминовых и фульвокислот, поступающих в него в процессе метаболизма грибов. Эти показатели определяют его сложение, окраску, физические и химические свойства.

Дереворазрушающие грибы в качестве неременного и облигатного компонента лесных сообществ выполняют в них как положительную роль (санитаров и деструкторов), так и отрицательную. Они утилизируют от 10 до 30% и более древесины (Рипачек, 1967). В СССР, по данным на 1978 г. (Жуков, 1983), около 7,1 тыс. га древостоев погибло от грибных болезней. Целые массивы лесов разрушаются в результате паразитарной активности опенка осеннего. Однако вредителями леса являются патогенные грибы и очень редко, в годы массовых вспышек развития, факультативные паразиты. Сапротрофные ксилотрофы принимают самое активное участие в разложении мертвого органического вещества, заключенного в древесине. Они вызывают отмирание сухих сучьев и

ветвей и способствуют очищению стволов и получению древесины высокого качества. Жизнедеятельность только одного представителя ксилотрофов — трутовика окаймленного — за 45–50 лет вызывает почти полное разложение пней дуба диаметром 80–100 см (Рипачек, 1967). При участии в качестве деструкторов исключительно базидиальных ксилотрофов за 11–13 лет полностью разлагается древесина березы и сосны в условиях Урала (Мухин, 1977).

В процессе совместной эволюции сложились взаимоотношения между животными и грибами. Они включают трофические и многообразные биологические связи. С плодовыми телами макромицетов как источников питания и средой обитания связаны 1500 жуков, 301 вид двукрылых, 6 видов перепончатокрылых, 28 видов беспозвоночных (в основном коллембол и энхетриид), многие виды уховерток, прямокрылых, ракообразных, клещей (Частухин, 1932; Островерхова-Плотникова, 1964; Яковлев, 1980а,б,в, 1981).

Мицелий наравне с плодовыми телами относится к основному источнику питания подстиличнообитающих организмов. Продукты диссимилиации грибов представлены огромным количеством разнообразных органических кислот, что безусловно усиливает их средообразующую роль. Многие кислоты, являясь промежуточными продуктами при метаболизме грибов, обладают высокой питательной ценностью для подстиличнообитающих организмов и являются основным трофическим ядром, вокруг которого формируется своеобразный комплекс организмов, связанных между собой единой трофической цепью. К сожалению, вопросы взаимоотношений на уровне этого комплекса чрезвычайно слабо изучены и характеризуются скорее качественными, нежели количественными описаниями.

Единичны и работы по функциональной оценке макромицетов в лесных сообществах (Harley, 1971; Vogt et al., 1982). Имея литературные данные о содержании минеральных и органических веществ в плодовых телах и соответственно в мицелии макромицетов, мы попытались оценить в цифрах их конкретный вклад в обмен веществ лесных сообществ. Величину вклада нельзя считать абсолютно соответствующей действительности, поскольку она основана на расчетных показателях, особенно это касается запасов мицелия грибов.

Клетки грибов более проницаемы для крупномолекулярных веществ, чем клетки высших растений, что связано с их гетеротрофным питанием. Гетеротрофность грибов выражается в основном в потреблении углерода. В отношении азотного питания многие грибы в отличие от растений менее требовательны, потребляя в качестве источника как нитратный, так и нитритный

азот или даже в отдельных случаях атмосферный азот (Беккер, 1962). Как правило, усвоенный азот остается в мицелии и в форме хитина закрепляется в составе оболочки гиф. В связи с этим грибы являются биологическим аккумулятором азотсодержащих веществ, накапливая в своих плодовых телах в некоторых случаях в два-три раза больше азота, чем его содержится в среде (Grunda, 1976; Hintikka, 1972). По нашим исследованиям (аналитик Н.К. Киселева), при содержании общего азота (в % от абс. сух. веса) в подстилке, равном 2,12%, в плодовых телах *Paxillus involutus* его было 3,64–3,79%, *Armillariella mellea* – 2,97–3,02%, *Russula xerampelina* – 3,12%, *Lactarius deliciosus* – 3,68%, *Marasmius bulliardii* – 4,78, *Xerocomus subtomentosus* – 3,31, *Tricholoma album* – 2,84, *Stropharia aeruginosa* – 4,82, *Russula* sp. – 3,6, *Inocybe fastigiata* – 5,2, *Micromphale perforans* – 5,93, *Nypholoma fasciculare* – 1,8%.

При анализе полученных данных обнаружена закономерность, отмеченная для чистых культур грибов: чем больше в источнике питания азота, тем больше его потребляется и аккумулируется в мицелии и плодовых телах грибов. Плодовые тела ксилотрофов обладают наиболее низкими показателями N, так как количество азота в субстрате (древесине) минимальны в сравнении с опадом и подстилкой. В связи с этим в плодовых телах сапротрофов на опаде и подстилочных содержание азота наивысшее. Принимая содержание азота в плодовых телах и мицелии макромицетов, равное 4% (от абс. сух. веса), величина аккумулированного в них азота составляет для елово-широколиственных лесов Подмосковья 60–80 кг/га/год, т.е. около 4,5% от общего запаса азота в сообществе. Наши расчеты согласуются с данными для лесов из *Abies amabilis* (Voge et al., 1982).

Около 90% веса плодовых тел и мицелия макромицетов составляет вода. Из остальных 10% в среднем 20–40% приходится на белок, 18–20% – на липиды (сырой жир), 17–30% – на маннит, 20–27% – гемицеллюлозу, от 2 до 36% – на лигнин, и примерно 3% – на хитин. Зольность грибов составляет от 3,6 до 15% (Шиврина и др., 1969).

Перевариваемость грибных белков в отличие от растительных и животных довольно низкая из-за содержания в них лигнина и хитина, однако при современном белковом дефиците в мире вклад грибов как источника пищевого белка может быть значительно увеличен с учетом своевременности постановки проблемы его использования. Интенсификация производства грибных белков в совокупности с животными и растительными поможет успешному разрешению насущной и первоочередной в настоящее время задачи обеспечения населения продуктами питания.

В нашей стране леса занимают территорию около 955 млн га.

Если принять величину грибоносной площади даже в минимальном размере, равном 10%, а среднюю урожайность — 10–15 кг/га (абс. сух. вес), то нетрудно подсчитать, что запасы дикорастущих съедобных грибов составляют в СССР 1–1,5 млн т, содержащих 0,5–0,7 т ценного пищевого белка. При периодически повторяющихся высоких урожаях грибов продукция белка только в плодовых телах может достигать величины порядка 30–50 кг/га, а с учетом мицелия 3000–5000 кг/га.

Грибной белок, по сведениям некоторых авторов, может быть использован в качестве примеси к мясным и овощным блюдам (Торев и др., 1975). Обладая большим набором аминокислот (Зерова и др., 1970), он является рентабельным и в сельском хозяйстве, так как увеличивает привес цыплят бройлеров на 2–23% (в сравнении с привесом на кормовых дрожжах) и повышает яйценоскость кур на 16% (Торев и др., 1970).

Кроме белка, плодовые тела и мицелий макромицетов аккумулируют в своих органах большое количество калия (около 50% от веса золы) и фосфора (25%). В пересчете на гектар эти цифры для лесов Подмосковья составляют 60–100 кг/га К и 20–40 кг/га Р.

Для процессов жизнедеятельности растений наравне с основными элементами минерального питания совершенно необходимы и микроэлементы, недостаток которых в почво-грунте не только ослабляет, но иногда и полностью исключает их развитие. Макромицеты аккумулируют, а по мере отмирания пополняют запасы микроэлементов в почвах. Они содержат Fe, Cu, Na, Zn, Mn, Br (Зайко и др., 1975; Hinneri, 1975; Byrne et al., 1976; Quinche, 1976; Wozniak, 1975) и некоторые другие элементы. Уровень накопления их в плодовых телах грибов может служить показателем загрязнения окружающей среды, причем в этом плане индикационные способности макромицетов ни в коей мере не уступают лишайникам. Необходимо учитывать и тот факт, что соотношение токсинов в окружающей среде (атмосфере, почве) и плодовых телах грибов до сих пор изучено на самом низком уровне. Отрывочные сведения об этом явлении показывают, что возможности грибов как индикаторов загрязнения среды, которую им отводят в современной индикационной биологии, намного выше, чем представляется (Simpson, 1977).

Некоторые макромицеты обладают избирательной способностью к накоплению микроэлементов (ртуть, медь, цинк), например, виды *Helaceae* и *Lycoperdaceae* (Зайко и др., 1975; Карсене, 1970; Hinneri, 1975; Quincke, 1976).

Макромицеты являются источником витаминов (Зерова и др., 1970) и ядовитых веществ, естественно влияющих на потребителей их плодовых тел (Карсене, 1970; Gottl, 1976).

Споры грибов, присутствующие в большом количестве в атмос-

фере и почве, могут расцениваться как индикаторы антропогенного влияния на лесные сообщества (Goumel et al., 1970; Simpson, 1977).

Применение макромицетов в народном хозяйстве почти не изучено, но имеющиеся сведения указывают на то, что область использования грибов в обеспечении животноводства кормами и в повышении плодородия сельскохозяйственных угодий имеет перспективу и, вероятно, в будущем значительно расширится. Ксилотрофы (*Pleurotus eryngii*, *Postreatus*, *Flammulina velutipes*) с успехом применяются при разложении соломы для дальнейшего ее использования на корм и удобрения (Zadrzil, 1976). *Coprinus domesticus* употребляется при компостировании опилок, в процессе которого образуются эффективные удобрения, используемые для повышения урожайности зерновых культур (Зарудная, 1970).

Быше было показано, насколько существенным может быть вклад макромицетов в круговорот веществ лесов, какую важную регулирующую роль играют грибы в метаболизме лесных биогеоценозов. Леса, взаимодействуя с атмосферой, почвой и водой, поддерживают их качественные и количественные характеристики на определенном оптимальном уровне. В результате экспериментальных исследований оценен масштаб многих полезных форм влияния леса на окружающую среду. Среди них особую роль в экологической оптимизации отдельных регионов и биосферы в целом играют гидрологические, почвенно-защитные, санитарно-гигиенические и климатические функции леса. Однако площади лесов за последние десятилетия резко сократились не только в результате интенсивной их вырубki, но и за счет распада и отчасти гибели, вызванной рекреационными нагрузками, превышающими допустимые нормы, особенно в центральных промышленных районах. В связи с загрязнением воздуха, почв, воды отходами производства ослабевают процессы самовозобновления лесов. Один из путей лесовосстановления в антропогенно нарушенных районах заключается в их искусственной микоризации. Этот прием пока что не носит универсального характера, но в недалеком будущем, вероятно, будет одним из самых распространенных. Поэтому уже сейчас необходимы исследования по разработке методики микоризации древесных пород в естественных условиях, изучение ситуаций, в которых она применима, влияние этих мероприятий на жизненные процессы, происходящие в отдельных деревьях и массивах лесов. При интродукции деревьев в безлесные районы, в местообитания с низкой обеспеченностью питательными элементами или их недоступностью, при рекультивации земель микоризация растений совершенно необходима, что доказано многими работами (Власов, 1955; Шемаханова, 1962; Шубин, 1973; Daft, HacsKaylo, 1976; Tainter, Wasstad, 1977). В названных условиях безмикоризные сеянцы либо погибали, либо приживались на 10–20%. У микоризных по сравнению с

немикоризными сеянцами резко возрастают прирост листьев и хвои, побегов (в 1,5–3 раза), увеличивается масса корней, значительно улучшается приживаемость и жизненное состояние.

Гифы грибов выносят высокое осмотическое давление и засоленность, в связи с чем их симбионты могут значительно расширить свой ареал за счет районов, характеризующихся недостатком почвенно-грунтовой и атмосферной влаги и физиологической сухостью почв. Эти регионы особо нуждаются в лесах, выполняющих здесь функцию полезащитную, противозррозийную и санитарно-гигиеническую.

Механизм действия микоризообразующих грибов состоит в распределении гиф на транслокаторы, по которым активно передвигаются питательные вещества, и нетранслоцирующие, где питательные вещества, в частности фосфорные соединения, откладываются (запасаются) до определенного момента и впоследствии передаются дереву (Lucas, 1970). С другой стороны, содержание ростовых веществ в корнях микотрофных растений — результат подавления рядом симбиотрофов синтеза ферментов, разлагающих эти вещества (Ritter, 1968).

Искусственная микоризация растений должна проводиться не только в районах облесения (Gobl, 1970, 1975), но и в ряде других случаев (Singer, 1977). К ним относятся: 1) если древостой не дает максимума фитомассы без симбиотрофных грибов; 2) после применения в лесах фунгицидов, отрицательно действующих либо полностью исключающих развитие грибов; 3) в местообитаниях, испытывавших на себе результат стихийных вмешательств; 4) в районах промышленного производства с сильной степенью загрязнения среды; 5) в лесопарковых зонах крупных промышленных городов, испытывающих интенсивное рекреационное воздействие. В последнем случае мероприятия по искусственной микоризации древесных пород рассчитаны, с одной стороны, на оптимизацию условий среды для растений, с другой — на повышение урожайности ценных съедобных грибов, в частности белого гриба, подберезовика, подосиновика.

При искусственной микоризации следует учитывать и экологические требования симбиотрофных грибов, такие, как кислотность среды (оптимум pH 4–6), аэрация, насыщенность почв питательными элементами, количество и качество внесенных удобрений. Удобрения, как правило, подавляют развитие микоризы. Внесение азота в форме гранулированной мочевины, фосфора (суперфосфат гранулированный) и хлористого калия в березняки в первый год эксперимента резко увеличивает фитомассу напочвенного (травяного покрова), что отражается на плодоношении микоризообразующих грибов, а именно исключило плодообразование одних видов и стимулировало развитие нитрофилов (в основном *Paxillus invol-*

lutus, урожайность которой возросла по сравнению с контролем на 70–73%). При этом качество грибов ухудшилось: 84% урожая поражалось микофагами и таким образом практически исключалось из потребления. Последующее внесение NPK значительно снижало урожай грибов (Шубин и др., 1977). Внесение в еловые насаждения доломита и негашеной извести в несколько раз уменьшало продукцию сухого вещества грибов из группы микоризообразователей, в то же время в шесть раз увеличивало урожайность напочвенных сапротрофов (Fiedler, Hunger, 1963; Garbaye, Tacon, 1982). Применение компоста и NPK в питомниках при пересадке сеянцев *Pinus roxburghii* и *P. patula* в малоплодородные почвы отрицательно действовало на развитие микоризы, в связи с чем большая часть пересаженных растений погибла (Reddy et al., 1976).

Гербициды (2,4-Д, 2,4,5-Т, МСРА, паракват, амитрол) и инсектицид малатион в малых концентрациях в противоположность минеральным и органическим удобрениям стимулируют накопление биомассы микоризообразующих грибов из рода *Boletus* (*B. luteus*, *B. variegatus*), что связано, вероятно, с уменьшением развития травяного покрова, отрицательно действующего на плодотворение симбиотрофных макромицетов (Dasilva et al., 1977).

Способы искусственной микоризации древесных пород в природных условиях пока что разработаны недостаточно. В качестве инокулюма используются сухие базидиоспоры, водная суспензия из спор грибов, культуры на различных средах, лесной гумус (Gobl, 1975; Richard, 1975; Marx, 1976). Инокулирование сухими спорами, которые могут храниться в течение трех лет при температуре +5° в темном месте, дают лучшие результаты чем водные суспензии спор.

Инокулирование безмикоризных сеянцев небольшими порциями чистых культур грибов, выращенных на пшенице, торфе и других средах, в ризосферу растений уже через два месяца дает удовлетворительный результат, выражающийся в почти полной микоризации корней к четырем-пяти месяцам (Marx, 1976).

Исходя из важности микотрофного питания деревьев и необходимости микотрофности в экстремальных условиях, нами был проведен ряд экспериментов по искусственной микоризации древесных пород в естественных условиях. Исследования проводились в лесах Подмосковья и Калининской области в 1978–1982 гг. В качестве объектов были выбраны массивы березняков и ельников 80–100-летнего возраста, испытывающие интенсивные рекреационные нагрузки в Завидовском районе Калининской области, в парке мемориала "Ленинские Горки", в лесопарковой зоне г. Троицка (Калужское шоссе) и в лесах, расположенных на территории Малинской биогеоценологической станции ИЭМЭЖ АН СССР. Работы проводились с целью разработки методики микоризации (способов инфицирования, времени и глубины закладки инокулюма),

изучения условий микоризообразования и возможности увеличения урожайности ценных съедобных грибов.

Инокулирование проводилось ежемесячно (с июля по сентябрь) тремя способами: кусочками гименофора (6–10 см²), водной суспензией спор (через 10–12 ч после погружения гимениального слоя в дистиллированную воду в соотношении по объему 1:10) и мицелием с субстратом, взятым непосредственно из мест произрастания грибов. Объектами исследования взяты виды *Boletus edulis*, *Leccinum aurantiacum*, *L. scabrum* весеннего и осеннего слоев.

Порции гименофора со спорами предварительно подсушивались на воздухе в затененном месте в течение 8–10 ч. Места инокулирования отмечались на месте ориентирами. Посадки проводились по зигзагообразной линии от ствола к периферии кроны в точках на расстоянии 0,3–0,5 м друг от друга, на опушках и внутри массивов. В последнем случае одновременно на участки вносили удобрения, оставляя для контроля неудобренные площадки.

В результате исследований выяснилось, что грибы весеннего слоя внутри массивов не плодоносили ни на контроле, ни на участках с внесенными удобрениями. Внесение удобрений исключило плодообразование видов *Boletus* и *Russula*. Здесь в массе появились карпофоры свинушки тонкой, урожайность которой в отдельные годы увеличивалась в восемь–десять раз. Посадки грибов осеннего слоя внутри массивов также не дали положительных результатов. На опушках лесов, в парках и лесопарковых зонах на 2-й год у ориентиров появились отдельные экземпляры посаженных грибов. Различий в количестве плодовых тел макромицетов между способами микоризации не обнаружено. Таким образом, из предложенных трех способов искусственной микоризации деревьев можно с равным успехом пользоваться любым удобным для исследователя.

Раскопки мест инокулирования на второй и третий годы эксперимента показали значительное увеличение массы микоризных корней и мицелия по сравнению с контролем. Последующие годы опыта показали, что урожайность микоризообразующих макромицетов в местах инфицирования не отличалась от "грибных" местообитаний и зависела от конкретных погодных условий. При искусственной микоризации деревьев в Подмоскowie необходимо учитывать, что грибы весеннего слоя воспроизводятся значительно хуже, чем осеннего. Экологические формы симбиотрофов, связанные в жизнедеятельности с определенной породой не воспроизводятся с другими деревьями, т.е. грибы из-под елки не растут под березой (и т.п.), независимо от их моно- или полихозяиственности.

Таким образом, эксперименты по искусственной микоризации древесных пород в природных условиях дают устойчиво положительный результат и могут быть использованы в лесохозяйственной практике.

ВЫВОДЫ

В результате многолетних исследований по изучению трофической структуры распределения, массы плодовых тел и фенологии макромицетов выяснено, что они являются важнейшим гетеротрофным звеном в лесных сообществах и в наиболее значительной мере осуществляют ту часть биологического круговорота веществ, которая связана с процессами минерализации и гумификации. Грибы выступают в роли основного регулятора вещественно-энергетических процессов, проходящих в лесных биогеоценозах.

Основные проблемы современных микозкологических исследований состоят в следующем: на основании всестороннего изучения группировок макромицетов в естественных условиях выяснить их функциональную роль и место, которое они занимают в биогеоценозах: интенсифицировать ауто- и синэкологические исследования грибов по единой методике; всемерно развивать изучение видового состава, массы и ее сезонной и многолетней динамики в различных по составу и возрасту лесных насаждениях.

На основе исследований в сложных по вертикальной и горизонтальной структуре лесных сообществах разработана методика стационарных микозкологических исследований, основанная на принципе парцеллярной структуры лесных биогеоценозов, и ряда экспериментов по изучению роли отдельных факторов в пространственно-временном распределении трофически различных групп и видов макромицетов. Она имеет цель — количественно оценить значение экологических параметров, определяющих жизнедеятельность грибов в естественных условиях.

Трофические и консортивные связи макромицетов в лесных сообществах определяют их экологические особенности. В процессе эволюции у грибов, характеризующихся в высшей мере развитым генетическим и биохимическим адаптивным аппаратом, сложились тесные взаимосвязи с автотрофными организмами (сопряженная эволюция). Это и определило их трофическое и пространственное распределение и разделение на экологические группы. В настоящее время в микологии нет устойчивых понятий экологических групп грибов; они зачастую отождествляются с трофическими и топическими подразделениями.

Трофические группы макромицетов в географическом распространении подчиняются определенным закономерностям, связанным в большинстве случаев с зональным и горно-поясным характером распределения растительных сообществ.

Трофическая структура группировок макромицетов с высокой степенью достоверности индицирует фитоценоотические, биотопические и вещественно-энергетические особенности лесных сообществ, зачастую являясь показателем их санитарного состояния и степени антропогенного воздействия.

Масса плодовых тел макромицетов является объективным показателем их функциональной роли в лесных сообществах. Ее динамика циклична с различной размерностью амплитуды колебаний для разных трофических групп грибов. Цикличность максимума и минимума плодоношения зависит скорее от физиологических, нежели погодных, причин и биологического состояния мицелия. Масса капофоров и мицелия макромицетов в лесах Подмоскovie по расчетным данным превосходит по величине фитомассу напочвенного покрова и составляет пятую часть от запасов органического вещества, заключенного в опаде и подстилке.

Пространственное распределение, видовой состав, обилие и динамика плодоношения симбиотрофов являются функцией многих факторов условий их обитания, и прежде всего систематической принадлежности, возраста и жизненного состояния деревьев. Все реакции облигатных микоризообразующих макромицетов на абиотические факторы трансформируются через их взаимосвязи с симбионтами. В свою очередь грибы являются индикаторами жизненного состояния деревьев, а в случае экстремальности условий для них ослабляют величину стрессовой реакции растений на них путем регуляции водоснабжения, обеспечения элементами минерального питания и восстановления нарушенной в результате антропогенного вмешательства поверхностной корневой системы. Эктомикориза, образуемая симбиотрофными макромицетами, выступая в роли фильтра потребляемых растениями веществ, исключает проникновение в ткани симбионта вредных и опасных для их жизнедеятельности токсикантов, поддерживая тем самым оптимум условий обитания для них.

Ксилотрофы, связанные с деревьями опосредованно через отпад, в своем распределении, видовом разнообразии и обилии зависят прежде всего от запасов, физического и биохимического состояния субстрата, а также от ряда фитоклиматических параметров, среди которых первое место занимают влажность и температура среды обитания.

Экология напочвенных сапротрофов определяется в основном запасами и фракционным составом субстрата — опада, подстилки и гумуса. Немаловажную роль в их пространственном распределе-

нии и обилии играют и другие факторы: наличие и развитие напочвенного покрова (травяного, мохового, лишайникового), гидро-термический режим условий обитания, взаимоотношения с подстилочнообитающими организмами.

Макромицеты связаны с компонентами лесных биогеоценозов различного рода взаимоотношениями, которые могут быть контактными или опосредованными, позитивными или негативными, факультативными или облигатными, узкоспециализированными либо универсальными.

В мицелии и плодовых телах макромицетов в лесах Подмосковья аккумулируется около 4,5% (60–80% кг/га/год) общего запаса азота в сообществе, 0,3–0,5 т/га белка, 60–100 кг/га калия и 20–40 кг/га фосфора.

Разработанная и внедренная в лесное хозяйство методика искусственной микоризации древесных пород в районах интенсивного промышленного производства и повышенных рекреационных нагрузок на лесные сообщества способствует оптимизации условий обитания растений и повышению урожайности ценных съедобных грибов-макромицетов.

Таким образом, изучение экологии макромицетов показало, что функционирование многовидовых группировок грибов в лесных сообществах базируется на четкой структурной организации, заключающейся в разделении видов по типам питания, узкой трофической специализации, различной экологической валентности, в совокупности приводящим к упорядоченному пространственному и временному размещению видов.

Сапротрофы образуют сукцессионные ряды, выраженные по профилю подстилки и в сезонных изменениях ее верхних слоев, используя энергетический материал по конвейерному типу.

Таксономическое и экологическое разнообразие макромицетов создает возможность взаимозамещаемости видов в чрезвычайно выраженных в лесных сообществах изменчивых условиях среды и таким образом поддерживает стабильность биологического круговорота веществ в них.

Видовое богатство макромицетов, максимально выраженное в подзоне хвойно-широколиственных лесов, лимитируется дефицитом тепла и влаги и уменьшается к северу и югу от нее. Распространение напочвенных сапротрофов в значительной мере подчинено закономерностям зонального распределения растительности, тогда как симбиотрофы и ксилотрофы в пределах своего ареала меняют приуроченность к определенным породам и типам лесных сообществ.

Обеднение видового состава группировок симбиотрофов и потеря облигатности связей с определенной породой наблюдаются во всех лесных сообществах различных зон, находящихся в пес-

симальных эдафических или гидротермических условиях обитания. При этом в пространственном распределении грибов усиливается очаговость и увеличивается численность карпофоров в скоплениях, а в сезонной динамике прослеживается более четкая смена аспектов. При фенологическом совпадении плодоношения отдельных видов происходит резкое разделение экологических ниш. В оптимальных для симбионта условиях среды группировки макромицетов многовидовые и обладают сложной пространственной и временной структурой, вероятно, связанной с обострением внутри- и межвидовой конкуренции на уровне мицелия.

В заключении надо отметить, что развитие синэкологического направления в микологии открывает широкие перспективы в решении наиболее сложных проблем лесной биогеоценологии.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Л.Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980. 286 с.

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с.

Арвисто Э. Разложение и превращение органического вещества в бурых псевдоподзолистых почвах // Сб. науч. тр. Эст. СХА, 1970, № 65. С. 278–290.

Аристовская Т.В. Микробиология подзолистых почв. М.; Л.: Наука, 1965. 186 с.

Аристовская Т.В. Теоретические аспекты проблемы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов // Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. С. 7–19.

Бабьева И.П., Азиева Е.Е., Левин С.В., Зайцев С.А. Численность дрожжей в лесных подстилках // Симпоз. "Изучение грибов в биогеоценозах", Москва, 24–28 мая 1977 г.; Тез. докл. Л.: Наука, 1977. С. 32–34.

Бабьева И.П., Решетова И.С. Численность и биомасса дрожжевых организмов в почвах // Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. С. 71–77.

Батырова Г.Ш. Шляпочные грибы Копетдага (порядки Pezizales, Agaricales s.str., группа порядков Gasteromycetes): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ашхабад, 1977. 21 с.

Беглянова М.И. Флора агариковых грибов южной части Красноярского края: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Владивосток, 1975. 45 с.

Беглянова М.И. Флора агариковых грибов южной части Красноярского края. Красноярск, 1982. Ч. 1. 205 с.

Беденко Э.Д. Макромицеты Белгородской области (порядок Agaricales, группа порядков Gasteromycetes) Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тарту, 1979. 22 с.

Беккер З.Э. Физиология грибов и их практическое использование. М.: Изд-во МГУ, 1963. 267 с.

Билай Т.И. Термостабильные ферменты грибов. Киев: Наук. думка, 1979. 246 с.

Бондарцев А.С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.

Бондарцева М.А. Принципы выделения жизненных форм у грибов // Экология. 1972. № 5.

Бондарцева М.А., Шиврина Н. Положение высших базидиальных грибов в системе организмов // Микология и фитопатология. 1975. Вып. 9, № 5. С. 446–450.

Борисова В.Н., Двойнос Л.М. Микофлора опавших листьев и хвои в различных типах леса УССР // Симпоз. "Изучение грибов в биогеоценозах". Москва, 24–28 мая 1977 г.; Тез. докл. Л.: Наука, 1977. С. 35–37.

Булах Е.М. Базидиальные макромицеты Верхне-Уссурийского стационара (Южный Сихотэ-Алинь): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Владивосток, 1977а. 21 с.

Булах Е.М. Макромицеты лесов верхней части бассейна р. Усури // Микология и фитопатология. 1977б. Т. 12, вып. 3. С. 177–181.

Бункина И.А. Микотрофность главных древесных и кустарниковых пород Приморского края // Тр. ДВ фил. СО АН СССР. Сер. биол. 1962. Т. 5. С. 79-126.

Бурова Л.Г. Макромицеты парцел елово-широколиственных лесов Подмосквья (на примере липельника зеленчуково-волосисто-осокового) // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2, вып. 5. С. 357-367.

Бурова Л.Г. Макромицеты широколиственно-еловых лесов Смоленской области // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3, вып. 4. С. 358-360.

Бурова Л.Г. Группировки макромицетов в лесных биогеоценозах (подзона широколиственно-еловых лесов): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1971а. 21 с.

Бурова Л.Г. Экология и фенология видов рода *Muscena* // Микология и фитопатология. 1971б. Т. 5, вып. 4. С. 321-328.

Бурова Л.Г. Формирование группировок макромицетов в сосновых культурах различного возраста // Лесоведение. 1973а. № 1. С. 38-45.

Бурова Л.Г. Участие макромицетов в лесных биогеоценозах // Микология и фитопатология. 1973б. Т. 7, вып. 4. С. 276-279.

Бурова Л.Г. Экологические особенности макромицетов в елово-широколиственных лесах Подмосквья. I. Влияние древостоя на развитие и распределение макромицетов // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, вып. 5. С. 402-405.

Бурова Л.Г. Микоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах Подмосквья: Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л.: Наука, 1975а. С. 72.

Бурова Л.Г. Запасы грибов-макромицетов в лесных биогеоценозах Подмосквья // Микология и фитопатология. 1975б. Т. 9, вып. 1. С. 1-6.

Бурова Л.Г. Влияние травяного и мохового покровов на развитие и распределение макромицетов в

широколиственно-еловых лесах Подмосквья. II // Микология и фитопатология, 1976а. Т. 10, вып. 2. С. 81-86.

Бурова Л.Г. Грибы в лесных биогеоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1976б. Т. 81, вып. 3. С. 144-153.

Бурова Л.Г. Изучение экологии макромицетов в лесных биогеоценозах // Симпоз. "Изучение грибов в биогеоценозах". Москва, 24-28 мая 1977 г. Л.: Наука, 1977а. С. 10-13.

Бурова Л.Г. Субстрат как экологический фактор формирования микосинузий // Экологические особенности низших растений Советской Прибалтики. Вильнюс, 1977б. С. 26-27.

Бурова Л.Г. Макромицеты в лесных биогеоценозах, подверженных длительному рекреационному воздействию // Симпоз. "Изучение грибов в биогеоценозах". Москва, 24-28 мая 1977 г. Л.: Наука, 1977в. С. 37-39.

Бурова Л.Г. Симпозиум "Изучение грибов в биогеоценозах. Москва. 24-28 мая 1977 г. // Изв. АН СССР, Сер. биол. 1977 г., № 6. С. 940-942.

Бурова Л.Г. Влияние осадков и режима влажности на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмосквья // Микология и фитопатология, 1978а. Т. 12, вып. 3. С. 192-195.

Бурова Л.Г. Влияние теплового режима и освещенности местообитания на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмосквья // Микология и фитопатология. 1978б. Т. 12, вып. 5. С. 369-371.

Бурова Л.Г. Влияние опада и подстилки на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмосквья // Микология и фитопатология. 1979а. Т. 13, вып. 2. С. 95-99.

Бурова Л.Г. Экспериментальное изучение взаимосвязей верхнего слоя подстилки и подстилочных

сапротрофов в лесных биогеоценозах // Экспериментальная биогеоценология и агроценозы. М.: Наука, 1979б. С. 38–39.

Бурова Л.Г. Функциональная структура макромицетов в лесных биогеоценозах // Материалы 5-й конф. по низшим растениям Закавказья. Баку: Эпм, 1979в. С. 49–50.

Бурова Л.Г. Об экологии микоризообразующих макромицетов сосновых лесов Костромской области // Микология и фитопатология. 1982а. Т. 16, вып. 3. С. 193–199.

Бурова Л.Г. Проблемы микоекологических исследований // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982б. № 4. С. 530–536.

Бурова Л.Г. Экология напочвенных сапротрофов в сосняках лишайниково-зеленомошных // Экология и биология низших растений: Тез. докл. Всесоюз. симпоз. микологов и лихенологов Прибалт. республик и Белорусской ССР. Минск, 1982в. С. 18–19.

Бурова Л.Г. К экологии оценка настоящего *Armillariella mellea* (Fr.) Karst. // Экология. 1983. № 4. С. 65–68.

Бурова Л.Г., Томилини Б.А. Изучение грибов как компонента биогеоценоза // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 122–131.

Бурова Л.Г., Трапидо И.Л. Микологические особенности березняка волосистоосокового в связи с длительным рекреационным воздействием // Лесоведение. 1975. № 1. С. 49–55.

Бурова Л.Г., Второва В.Н. Роль экологических факторов в деструкции лесного опада // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1980. № 3. С. 331–342.

Бурова Л.Г., Второва В.Н., Носова Л.М. Особенности структуры геохимически сопряженных типов сосновых лесов Костромской области // Комплексное изучение и рациональное использование природных ресурсов. М.: Наука, 1980. С. 119.

Бурова Л.Г., Демьянова Г.В. Экология дереворазрушающих грибов в культурах сосны и ели // Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмоскovie. М.: Наука, 1982. С. 144–156.

Бурова Л.Г., Нездойминого Э.Л. Макромицеты искусственных лесных насаждений Джаныбекского полупустынного стационара (Северный Прикаспий) // Микология и фитопатология, 1980. Т. 14, вып. 4. С. 281–286.

Бурова Л.Г., Нездойминого Э.Л. Трофическая структура грушировок макромицетов в искусственных лесных насаждениях (Северный Прикаспий) // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16, вып. 4. С. 294–300.

Бурова Л.Г., Чернова Н.М., Корохова Е.М. Пространственное размещение некоторых групп редуцентов в ельнике лещиново-разнотравном // Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмоскovie. М.: Наука, 1982. С. 156–164.

Бязров Л.Г. Эпифитные лишайниковые синузии в лесных биогеоценозах подзоны широколиственно-еловых лесов: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1970. 25 с.

Бязров Л.Г., Дылис Н.В., Жукова В.М. и др. Основные типы широколиственно-еловых лесов и их производных Малинского лесничества Краснопахорского лесхоза Московской области // Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах. М.: Наука, 1971. С. 7–150.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 230 с.

Васильева Л.Н. Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1959. Т. 1. С. 387–397.

Васильева Л.Н. Об изучении грибов при проведении исследований

продуктивности наземных сообществ по Международной биологической программе (МБП)//Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1970. С. 224–228.

Васильева Л.Н. Агариковые шляпочные грибы Приморского края. Л.: Наука, 1973. 327 с.

Васильева Л.Н., Назарова М.М. Грибы макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края//Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Владивосток: Наука, 1967. С. 122–164.

Васильков Б.П. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 86 с.

Васильков Б.П. Урожай грибов и погода//Ботан. журн. 1962. Т. 47, вып. 2. С. 258–262.

Васильков Б.П. О грибах (макромицетах) Советской Арктики//Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 1. С. 17–25.

Васильков Б.П. Методы учета съедобных грибов в лесах СССР. Л.: Наука, 1968. 67 с.

Васильков Б.П. Белый гриб. М.; Л.: Наука, 1977. 132 с.

Вассер С.П., Солдатов И.М. Высшие базидиомицеты степной зоны Украины. Киев: Наук. думка, 1977. 355 с.

Великанов Л.Л., Успенская Г.Д. Некоторые вопросы экологии грибов (пути формирования основных экологических групп грибов, их место и роль в биогеоценозах)//Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1980. Т. 4.

Великанов Л.Л., Сидорова И.И., Успенская Г.Д. Полевая практика по экологии грибов и лишайников. М.: Изд-во МГУ, 1980. 75 с.

Вернадский В.И. Биосфера. М.: Мысль, 1967. 374 с.

Власов А.А. Значение микориз древесных пород и приемов по их стимулированию//Тр. конф. по микотрофии растений. М., 1955. С. 102–117.

Второва В.Н. Роль атмосферных

осадков в обменных процессах хвойных лесов Подмоскovie//Почвоведение. 1978. № 6. С. 114–121.

Второва В.Н. Особенности вертикального распределения химического состава структурных компонентов ели и сосны в Подмоскovie//Комплексные биогеоэкологические исследования в лесах Подмоскovie. М.: Наука, 1982. С. 5–21.

Второва В.Н., Бурова Л.Г. Экспериментальное изучение процессов разложения опада в ельниках Подмоскovie//Экспериментальная биогеоэкология и агроэкозоны. М.: Наука, 1979. С. 13–15.

Выгодская Н.Н., Зукерт Н.В., Садовничая Е.А. Статистическая характеристика радиационного поля в зависимости от сомкнутости древесного яруса еловых насаждений//Лесоведение. 1973. № 5. С. 22–30.

Ганжа Р.В. О шляпочных грибах и запасах съедобных грибов в сосновых лесах Полтавщины//Ботан. журн. 1959. Т. 44, вып. 2. С. 193–198.

Ганжа Р.В. К флоре грибов порядка Agaricales долины р. Ворсклы на Полтавщине: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1962. 10 с.

Гарибова Л.В. Морфология, биология и систематика рода Agaricus Fr. emend. Karst.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1982. 35 с.

Гельцер Ю.Г. Сравнительная характеристика фауны Protozoa целинных и окультуренных почв Московской области//Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 5–25.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 276 с.

Гиляров М.С. Беспозвоночные разрушители подстилки и пути повышения их полезной деятельности//Экология. 1970. № 2. С. 8–21.

Гинзбург К.Е. Фосфор основных типов почв СССР. М.: Наука, 1981, 241 с.

Голлербах М.М., Еленкин А.А. Грибы, их строение, жизнь и значение. Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 86 с.

Гордиенко П.В. Биотическое распределение настоящего трутовика в хвойно-широколиственных лесах Сихотэ-Алиня//Лесоведение. 1977. № 6. С. 86–91.

Гордиенко П.В. Экологические особенности дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах среднего Сихотэ-Алиня: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1979. 149 с.

Горленко М.В. Об условиях появления плодовых тел некоторых шляпочных грибов//Материалы 6-го симпозиума микологов и лихениологов Прибалт. республик. Вильнюс, 1971. С. 12.

Горленко М.В. Эволюция паразитизма фитопатогенных грибов//Микология и фитопатология. 1976. Т. 10, вып. 1. С. 5–10.

Гюшова-Богоева М.М. Изучение экологии макромицетов подстилочных сапротрофов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1981. 22 с.

Давыденко И.А. О почвенном температурном оптимуме массового плодоношения съедобных грибов//Экология. 1974. № 2. С. 75–76.

Даддингтон К. Эволюционная ботаника. М.: Мир, 1972. 304 с.

Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.

Данилов М.Д. Распределение корней по горизонтам почв на лесосеках и гарях сосновых насаждений//Почвоведение. 1947. № 12. С. 724–730.

Дмитриев Е.А. Математическая статистика в почвоведении. М.: Изд-во МГУ, 1972. 291 с.

Добровольский И.А. Макромицеты в искусственных лесах степи//Лесоведение. 1977. № 1. С. 62–66.

Дре Ф. Экология. М.: Атомиздат, 1976. 167 с.

Дроздова Т.Н., Федорова Л.Н., Белова Н.В. Биохимическая харак-

теристика грибов рода *Муссена*//Экология и биология низших растений. Минск, 1982. С. 57–58.

Дудка І.О., Сміцька М.Ф., Смик Л.В., Мережко Т.О. Деякі теоретичні питання мікоценології. І. Мікценоз, мікосинузія//Укр. ботан. журн. 1976. Т. 33, вып. 1. С. 12–18.

Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза: Комаровские чтения, М.: Наука, 1969. Т. 21. 51 с.

Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 149 с.

Дылис Н.В. Лесная подстилка в биогеоценологическом освещении//Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1983. С. 60–62.

Дылис Н.В., Бурова Л.Г., Выгодская Н.Н., Елагина Н.Н. и др. Опыт сравнительного биогеоценологического изучения искусственных лесных насаждений//Тр. МОИП. 1970. Т. 38. С. 34–50.

Дылис Н.В., Бурова Л.Г., Выгодская Н.Н. и др. О влиянии эдификаторных синузий на структурно-функциональную организацию лесных биогеоценозов//Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 79–104.

Дылис Н.В., Носова Л.М., Сперанская Е.С. Особенности накопления и разложения опада в хвойных лесах Подмоскovie//Лесоведение. 1975. № 6. С. 10–17.

Дылис Н.В., Носова Л.М. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмоскovie. М.: Наука, 1977. 142 с.

Евтушенко А.И. Сезонная динамика мицелия грибов синузий дубового насаждения//Проблемы и методы биотической деструкции органических веществ в почве естественных биогеоценозов и агроценозов. Львов: Наук. думка, 1982. С. 39–40.

Егорова С.В. Влияние базидиальных грибов на микрофлору подстилок хвойных пород//Микология и фитопатология. 1968. Т. 2, вып. 1. С. 3–7.

Еленев П.Ф. Попытка дифференциации различных растительных остатков в связи с их микрофлорой//

Тр. секции микологии и фитопатологии, Рус. ботан. о-ва. 1923. Ч. 1. С. 81–100.

Ерошкин К.И., Селиванов И.А., Славкина Т.И. Микоризы хвойных различного географического происхождения//Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ: Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1968. Т. 64. С. 232–236.

Жуков А.М. Патогенные грибы лесов южного Приобья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1983. 42 с.

Зайко С.М., Кудло К.К., Лобач Т.Я. Особенности поглощения марганца и меди шляпочными грибами//Вестн. Белорус. ун-та. Сер. 2. 1975. № 3, с. 79–80.

Зайцев С.А. Дрожжи в лесном биогеоценозе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1980.

Зарудная Г.И. Исследование физиологических особенностей грибов рода *Corticium* в связи с проблемой компостирования опилок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1970. 22 с.

Зягинцев Д.Г. Методы учета численности микроорганизмов в почвах//Вопросы численности микроорганизмов, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. С. 37–47.

Зерова М.Я., Дудка И.А., Роженко Г.Л. К вопросу о жизне-способности высших базидиальных грибов//Acta mycol. 1968. Т. 4, N 2. С. 341–344.

Зерова М.Я., Дудченко Л.Г., Роженко Г.Л. Види роду *Marasmius* в умовах культур як джерело білка та вітамінів//Укр. ботан. журн. 1970. Т. 27, № 6. С. 126–132.

Зерова М.Я., Роженко Г.Л. Антагонизм между некоторыми видами рода *Marasmius* и *Penicillium* сус-люrium, обнаруживающимися в культуре//Укр. ботан. журн. 1970. Т. 27, № 6. С. 569–575.

Зигангиров А.М. Метод определения урожая грибов//Раст. ресур-

сы. 1975. Т. 11, № 3. С. 42–48.

Злотин Р.И., Ходашева К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 182 с.

Золотокрылин А.Н., Милутин Н.Г. Сравнительные микроклиматические наблюдения в приземном слое воздуха в старовозрастных хвойных насаждениях//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 108–111.

Иванов А.И. Макромицеты Пензенской области (порядки Polyporales s. str. Boletales, Agaricales, Russulales и группа порядков Gastromycetes): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1983. 15 с.

Казанцева Л.К. Миклофлора полярного Урала и ее роль в начальных стадиях распада древесины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1971. 21 с.

Казенс Д. Введение в лесную экологию. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 140 с.

Каламээс К.А. Экология и ресурсы пластинчатых грибов в различных типах леса Восточной Эстонии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту: ТГУ, 1965а. 31 с.

Каламээс К.А. Основные проблемы и методика микоценологических исследований//Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965б. С. 14–20.

Каламээс К.А. Сезонные изменения в грибном покрове//Изв. АН ЭССР. 1966, № 2. С. 226–230.

Каламээс К.А. Проблемы роста и развития плодовых тел пластинчатых грибов//Пятый симпозиум микологов и лихенологов Прибалтийских республик. Вильнюс, 1968. С. 66–69.

Каламээс К.А. Агариковые грибы Эстонии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Таллин, 1975. 110 с.

Каневская И.Г. Почвенные грибы, разрушающие целлюлозу и некоторые ее производные, имеющие промышленное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1964. 24 с.

Карпачевский Л.О. Пестрота поч-

венного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977.

Карсене С.А. Содержание витаминов в шляпочных грибах. 2. Тиамин и рибофлавин в плодовых телах подосиновика//Тр. АН ЛитССР. 1970. В. № 3(53). С. 149—156.

Кивиниеми С.Н. О взаимоотношениях микоризных грибов между собой и с грибами других экологических групп//Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980. С. 45—64.

Коваленко А.Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа//Микология и фитопатология. 1980а. Т. 14, вып. 4. С. 300—314.

Коваленко А.Е. Грибы порядка Agaricales s. l. горных лесов центральной части Северо-Западного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1980б. 20 с.

Ковда В.А. Основы учения о почвах. М.: Наука, 1973. 287 с.

Козловская Л.С. Взаимоотношения почвенных беспозвоночных и микрофлоры в лесоболотных биогеоценозах//Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 2. С. 234—242.

Козловская Л.С. Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органических веществ болотных почв. Л.: Наука, 1976. 218 с.

Козловская Л.С., Жданникова Е.Н. Совместная деятельность дождевых червей и микрофлоры в лесных почвах//Докл. АН СССР. 1961. Т. 139, № 2. С. 470—473.

Козловская Л.С., Жданникова Е.Н. Взаимоотношения почвенной фауны и микрофлоры//Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1962, № 5. С. 78—88, 107—117.

Козловская Л.С., Загарульская Л.М. Энхитреиды и почвенная микрофлора//Микроорганизмы в борьбе с вредителями лесного хозяйства. М.: Наука, 1966. С. 29—41.

Кононова М.М. Проблема почвен-

ного гумуса и современные задачи его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 390 с.

Корганова Г.А. Раковинные амебы в почвах хвойно-широколиственных лесов как показатели особенностей среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1979. 23 с.

Кравков С.П. Материалы по изучению русских почв. Спб., 1911. Вып. 21. 170 с.

Красильников Н.А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 215 с.

Кретинин В.М. Питательный режим светло-каштановой почвы под лесными полосами//Почвоведение. 1971. № 2. С. 172—176.

Курсанов Л.И. Микология. М.: Изд-во Наркомпроса РСФСР, 1940. 312 с.

Курчева Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука, 1971. 211 с.

Кутафьева Н.П. К флоре грибов макромицетов среднего Приангарья//Новости систематизации низших растений. 1982. С. 61—66.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 382 с.

Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 2-е изд. 216 с.

Логинова В.Г., Селиванов И.А. Характеристика микотрофности растений в некоторых типах сосновых боров Центрального Предуралья//Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Пермь, 1968. Т. 64. С. 318—325.

Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965. 375 с.

Маник С.И. Шляпочные грибы Молдавской ССР (Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев: АН МолССР, 1982. 20 с.

Матвеев В.А. Прогноз плодоношения съедобных грибов//Микология и фитопатология 1972. Т. 6, вып. 4. С. 218—222.

Матвеев В.А. Сезонное развитие шляпочных грибов и определяющие его метеорологические факторы// Микология и фитопатология, 1976. Т. 10, вып. 1. С. 13–18.

Медведев Л.В. Роль дождей в дифференциации почвенного покрова в лесу//Тез. докл. 3-го совещ. по структуре почвенного покрова. М.: Наука, 1976. С. 18–20.

Мезенцева Л.М. Разложение листового опада базидиальными грибами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. 23 с.

Мелик-Хачатрян Дж.Г. Фитоценологические изучения агариковых грибов основных насаждений Армении//Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965. С. 47–53.

Мелик-Хачатрян Дж.Г. Шляпочные грибы Армянской ССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван: ЕГУ, 1971. 57 с.

Мелик-Хачатрян Дж.Г. Агариковые (шляпочные) грибы Agaricales. Микофлора Армянской ССР. Ереван, 1980. Т. 5. С. 1–543.

Мелихов И.С. Об отложении лесной подстилки в зависимости от типа леса//Тр. Арх. лесн. ин-та. 1957. Т. 17. С. 124–136.

Мирчинк Т.Г. О методах учета количества и биомассы грибов в почвах//Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. С. 62–70.

Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1976. 182 с.

Мирчинк Т.Г., Лебедева-Марфенина О.Е. Выделение базидиального гриба из почвы//Микология и фитопатология. 1973. Т. 7, вып. 3. С. 248–249.

Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Микробиология. М.: Колос, 1970. 343 с.

Михайловский Л.В. Макромицеты (порядок Agaricales) Хибинского горного массива: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1975. 21 с.

Мухин В.А. Разложение древесины базидиальными грибами: Авто-

реф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРЖ АН СССР, 1977. 20 с.

Мухин В.А. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах//Лесоведение. 1981. № 1. С. 46–53.

Назарова М.М. Грибы макромикеты в основных типах леса Южного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: БПИ СО АН СССР, 1968. 23 с.

Назарова М.М. Грибы макромикеты в лесных фитоценозах Южного Приморья//Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Л.: Наука, 1970. С. 117–121.

Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высш. шк. 1963. 617 с.

Нахуришвили И.Г. Агарикальные грибы Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1975. 209 с.

Нездойминого Э.Л. Шляпочные грибы северо-восточного побережья Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1970. 21 с.

Никитин Н.И. Химия древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 579 с.

Новожилов Ю.К. Миксомицеты ладожско-ильменского флористического района: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1981. 22 с.

Носова Л.М., Стенина Л.К. Фитомасса подлеска и ее значение в лесных биогеоценозах//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 4. С. 77–87.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Озерская С.М. Структура комплексов почвенных грибов-микромикетов двух лесных биогеоценозов зоны смешанных лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1980. 24 с.

Основы лесной биогеоценологии//Под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1964. 573 с.

Острроверхова-Плотникова Г.П. Членистоногие – обитатели высших базидиальных грибов некоторых районов Западной Сибири: Авто-

реф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1964. 19 с.

Павлова Т.В. Роль грибов в разложении растительных остатков в луговых фитоценозах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1971. 16 с.

Паламарчук А.С., Паламарчук Г.Л., Елисеева Л.И. Трутовые грибы в лесных биогеоценозах Белорусского Полесья//Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, вып. 6. С. 482–490.

Переведенцева Л.Г. Напочвенные макромицеты в лесных ценозах Прикамья//Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1977. С. 67–77.

Переведенцева Л.Г. Агариковые грибы как компоненты лесных биогеоценозов (Центральное Прикамье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРЖ УНЦ АН СССР, 1980. 21 с.

Переведенцева Л.Г., Переведенцев В.М. Напочвенные макромицеты в некоторых типах еловых лесов Прикамья//Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1978. С. 62–69.

Переведенцева Л.Г., Степанова Н.Т. Эктомикоризные агариковые грибы в лесных ценозах Центрального Прикамья//Микориза растений: Респ. сб. науч. тр. Пермь, 1979а. С. 52–61.

Перова Н.В. Агариковые грибы южной части тайги в Томской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1973. 22 с.

Петренко И.А. Разрушение древесины сосны в почве. Новосибирск: Наука, 1973. 174 с.

Петренко И.А. Макро- и микромицеты лесов Якутии. Новосибирск: Наука, 1978. 131 с.

Петров А.Н. Фенология и динамика биомассы макромицетов в различных фитоценозах г. Мунку-Сардык (Восточный Саян)//Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. С. 36–45.

Петров А.Н. Агариковые грибы (порядок Agaricales s. l.) юго-запад

ного побережья оз. Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1983. 20 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Производство высших съедобных грибов в СССР. Киев: Наук. думка, 1978. 46 с.

Пузаченко Ю.Г. Применение информационно-логического анализа при изучении структуры и продуктивности фитоценоза. Тарту, 1969. С. 48–49.

Пузаченко Ю.Г. Изучение организации биогеоценологических систем: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1972. 75 с.

Пыстина К.А., Павлова Т.В., Шестакова Ю.С. К микофлоре заповедных островов Кандакшского залива: (Сумчатые, базидиальные и несовершенные грибы)//Тр. Кандакш. заповедника. 1969. Вып. 7. С. 190–227.

Работнов Т.А. О состоянии изучения грибов как компонентов биогеоценозов//Микология и фитопатология. 1977. Т. 11, вып. 6. С. 521–524.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 333 с.

Рейнер М., Нельсон-Джонс В. Роль микоризы в питании растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1949. 185 с.

Ремезов Н.Н. Лесное почвоведение. М.: Наука, 1965. 236 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 274 с.

Розов К.А. Лесные грибы в полупустыне//Природа. 1954. № 9. С. 99–100.

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.; Л.: Наука, 1965. 252 с.

Родионова С.В. Минерализация опада хвой ели обыкновенной чистыми культурами грибов подстилочных сапротрофов//Пятый симпо-

зиум микологов и лихенологов Прибалтийских республик. Вильнюс, 1968. С. 148–153.

Родионова С.В. Микофлора ельников черничных южной Карелии и ее роль в процессах минерализации хвойного опада: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1970. 21 с.

Рунов Е.В., Соколов Д.Ф. Изменение состава органического вещества и микофлоры выщелоченного чернозема под влиянием лесных насаждений//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63, вып. 1. С. 36–43.

Русаков О.С. Материалы по изучению урожайности хозяйственно важных шляпочных грибов//Микология и фитопатология. 1968. Т. 2, вып. 1. С. 17–21.

Садыхов А.С. Шляпочные грибы Ленкоранской зоны Азербайджанской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку: БИН АН АзССР, 1968. 22 с.

Самгина Д.И. Флора споровых растений Казахстана. Агариковые грибы. 1. Agaricales. Алма-Ата: Наука, 1981. Т. 13. 272 с.

Санников С.Н., Захаров А.И. Моделирование влажности лесного почвенного покрова//Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск, 1978. С. 39–45.

Сафрай А.И., Гарибова Л.В. Взаимосвязь почвенных микро- и макромицетов в биогеоценозах//Симпоз. "Изучение грибов в биогеоценозах". Л.: Наука, 1977. С. 105–107.

Селиванов И.А. Микросимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 230 с.

Серганина Г.И. Съедобные и ядовитые грибы БССР порядка Agaricales и их хозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск. АН БССР, 1962. 22 с.

Серганина Г.И. Макромицеты как компоненты сосновых фитоценозов Белоруссии//Микология и

фитопатология. 1977а. Т. 11, вып. 4. С. 289–293.

Серганина Г.И. Новые данные о высших грибах сосновых лесов Белоруссии//Изв. АН БССР. Сер. биол. 1977б. № 6. С. 49–54.

Серганина Г.И. Опыт микоценологического анализа лесных фитоценозов//Докл. АН БССР. 1977в. Т. 21, вып. 5. С. 460–462.

Серганина Г.И., Эмитрович И.И. Макромицеты. Минск: Вышэйш. шк., 1978. 118.

Серганина Г.И. Шляпочные грибы Белоруссии: Определитель и конспект флоры. Минск: Наука и техника, 1984. 407 с.

Сибуль С.А., Бурова Л.Г. Особенности распределения подстилki в ельнике волосистоосоковом//Докл. Высш. шк. Биол. науки. 1980. № 2. С. 96–101.

Сидорова И.И., Тарасов К.Л. Современные представления о филогении и систематике грибов//Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1980. Т. 4. С. 3–36.

Симонян С.А., Барсегян А.М. Некоторые современные аспекты изучения консортивных взаимоотношений цветковых растений и микромицетов//Изучение грибов в биогеоценозах. Л.: Наука, 1977. С. 18–21.

Скрябина А.А. Урожай и заготовки грибов на территории РСФСР//Раст. ресурсы, 1974. Т. 10, вып. 3. С. 11–16.

Смоляк Ю.Л. К характеристике плодоношения опенка осенного//Лесоведение и лесное хозяйство. 1978, вып. 13. С. 125–128.

Соколов Д.Ф. Влияние лесной растительности на состав гумуса почв различных природных зон. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 184 с.

Соколов Д.В. Корневая гниль от опенка и борьба с ним. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 186 с.

Соколов Д.Ф., Иванецкая Е.Ф. Влияние продуктов распада растительных остатков на лесорастительные свойства почв сосняков. М.: Наука, 1971. 221 с.

Солнцева О.Н. Связь транспира-

ции травяного покрова с особенностями внутренней среды хвойных насаждений в Подмосковье//Лесоведение. 1977. № 4. С. 43–49.

Степанова И.В. Грибы основных биогеоценозов Таймырской тундры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1977. 27 с.

Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979. 142 с.

Степанова Н.Т., Сирко А.В. К флоре агариковых грибов и гастеромисетов Урала//Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск. 1973. Вып. 107. С. 51–105.

Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 242 с.

Томилин Б.А. Факторы внешней среды, влияющие на распространение грибов в растительных сообществах//Ботан. журн. 1964. Т. 49, вып. 2. С. 230–239.

Томилин Б.А. Стационарные микоценологические исследования в тундрах//Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л.: Наука, 1972. С. 73–79.

Толтышева Т.Ю. Влияние лишайников на микофлору почв боров беломошников (на примере Кандалакшского заповедника): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1980. 19 с.

Торев А., Михайлов П., Стефанов Сп. и др. Белтъчният проблем и мицелът на няком видове висши гъби//Научн. тр. Висш. селскостоп. ин-т в Коларов-Пловдив, 1970. Т. 19, № 4. С. 143–147.

Торев А., Михайлов П., Стефанов С. Мицелът от висши гъби-бегъчен концентрат за хранителни цели//3-й конгр. по микробиологии. София, 1975. С. 145–148.

Тюрин И.В. О количественном участии живого вещества в составе органической части почвы//Почвоведение. 1946. № 1. С. 12–18.

Уткин А.И., Дылис Н.В., Солнцева О.Н. Первичная продуктивность и вертикальная биогеоцено-

тическая структура 83-летнего березняка волосистоосокового//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 3. С. 100–117.

Урбах В.Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1965. 415 с.

Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 462 с.

Феофилова Е.П., Марьин А.П., Ушанова А.Е. и др. Сорбционные свойства и термоокислительная деградация хитинов и хитиназов, полученных из беспозвоночных и грибов//Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982, № 3. С. 361–369.

Ханаи Э. Об условиях образования плодовых тел грибов//Ботан. журн. 1964. Т. 49, вып. 1. С. 46–52.

Харли Е.В. Биология микоризы//Микориза растений. М.: Изд-во с.-х. лит., журн. и плакатов, 1963. С. 8–124.

Холопова Л.Б. Динамика свойств почв в лесах Подмосковья. М.: Наука, 1982. 118 с.

Цепляев В.П. Леса СССР: Хозяйственная характеристика. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1961. 455 с.

Чаплыгина О.Я. Закономерности развития почвенных водорослей в хвойных и лиственных лесах Подмосковья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1977. 24 с.

Частухин В.Я. Биологическое значение плодовых тел шляпных грибов//Ботан. журн. 1932. Т. 17, № 2. С. 158–183.

Частухин В.Я. Экологический анализ распада растительных остатков в молодых сосновых насаждениях//Почвоведение. 1945, № 2. С. 102–114.

Частухин В.Я. Распад растительных остатков и роль грибов в процессе почвообразования: Агробиология. 1952, № 4. С. 12–25.

Частухин В.Я. Разложение торфяных мхов грибами//Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 4. С. 294–302.

Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез

органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 325 с.

Черемисинов Н.А. Стадии грибного разложения лесной подстилки//Микология и фитопатология. 1975. Т. 9, вып. 5. С. 386–391.

Черемисинов Н.А., Негруцкий С.Ф., Лешковцева И.И. Грибы и грибные болезни деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть, 1970. 391 с.

Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 199 с.

Чернова Н.М., Бурова Л.Г., Зап-рометова К.М. и др. Сукцессии в лесной подстилке//Фауна и экология беспозвоночных животных. М., 1978. С. 3–24.

Чернова Н.М., Былова А.М. Экология. М.: Просвещение, 1981. 253 с.

Чумак Н.Ф. Микориза сосны на песчаных почвах в связи с применением удобрений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук//Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. 25 с.

Шалапугина Е.М. Опыт изучения биомассы грибов макромицетов в Приморском крае//Споровые растения Советского Дальнего Востока//Тр. Биол.-почв. ин-та. Н. Владивосток. 1974. Т. 22(125). С. 72–77.

Шенников А.П. О фитоценологических исследованиях шляпочных грибов//Сов. ботаника. 1943, № 2. С. 46–52.

Шемаханова Н.М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.

Шверина А.Н., Низковская О.П., Фалина Н.Н. и др. Биосинтетическая деятельность высших грибов. Л.: Наука, 1969. 239 с.

Шишкина О.Э. Продуктивность съедобных грибов в сосняках Красноярского Приангарья и методы ее учета при лесоустройстве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1979. 19 с.

Штина Э.А. Биомасса водорослей в почвах и методы ее учета//Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. С. 48–61.

Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 142 с.

Шубин В.И. Микотрофность древесных пород. Л.: Наука, 1973. 263 с.

Шубин В.И. Вопросы микоризообразования в связи с взаимоотношениями почвенных микроорганизмов: Задачи исследований//Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 5–31.

Шубин В.И., Ронконен Н.И., Саукконен А.В. Влияние удобрений на плодоношение макромицетов березовых молодняков//Микология и фитопатология. 1977. Т. 11, вып. 4. С. 294–303.

Шубин В.И., Крутов В.И. Грибы Карелии и Мурманской области. Л.: Наука, 1979. 104 с.

Шумаков В.С. Динамика разложения растительных остатков и взаимодействие продуктов их разложения с лесной подстилкой//Тр. ВНИИЛХ. Исследования по лесному почвоведению. 1941. Т. 24. 124 с.

Эглите А.К. Опыт работы по микоризации сосны//Тр. конф. по микотрофии растений. М.: 1955. С. 194–203.

Эльчибаев А.А. Макромицеты севера Киргизии и их хозяйственное значение. Фрунзе: Илим, 1968. 92 с.

Яковлев Е.Б. О двукрылых насекомых, связанных с грибами сем. Boletaceae в Карелии//Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980а. С. 36–45.

Яковлев Е.Б. Материалы к фауне мицетобионтных двукрылых Карелии//Энтомофауна и патогенная микрофлора лесных фитоценозов Карелии и Мурманской области. Петрозаводск, 1980б. С. 45–60.

Яковлев Е.Б. К вопросу об экологических связях двукрылых насекомых с различными грибами//Энтомофауна и патогенная микрофлора лесных фитоценозов Карелии и Мурманской области. Петрозаводск, 1980в. С. 61–71.

Яковлев Е.Б. Мицетобионтные

двукрылые Карелии: Автореф. канд. биол. наук// М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1981. 24 с.

Barron G.L. Nematophagus fungi: new species of the Lagenidiales endoparasitic on Rhabditis// *Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. and Serol.* 1976. Vol. 42. N 1/2. P. 131–139.

Bjorkman E. *Sven. bot. tidskr.* 1944. Bd. 38. S. 113–127.

Bohus G. On the drought-resistance of Fungi// *Ann. hist.-natur. mus. nat. Hung. Ser. nova.* 1956. Vol. 7. P. 263–270.

Bohus G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests: Contributions to our knowledge at their behaviour in Hungary// *Bot. Jb. system. Pflanzen-gesch. und Pflanzengeogr.* 1960. Bd. 80, N 1. S. 15–43.

Bohus G., Babos M. Mycocoenological investigation of acidophilous deciduous forests in Hungary// *Ibid.* 1967. Bd. 87, N 3. S. 304–360.

Boudier E. Influence de la nature du sol et des vegetaux qui y croissent sur le développement des champignons// *Bul. Soc. mycol. France.* 1901. N 17. P. 55–71.

Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie.* Wien, 1951. 318 S.

Bresadola J. *Iconographia Mycologica.* Mediolani, 1927–1933. Vol. 1–15. 1251 p.

Byrne A.R., Ravnik V., Kosta L. Trace element concentrations in higher fungi// *Sci. Total. Environ.* 1976. Vol. 6, N 1. P. 65–68.

Caldwell B.A., Hagedorn C., Denison W.C. Bacteroal ecology of an old-growth Douglas-fir canopy// *Microbiol. Ecol.* 1979. Vol. 5, N 2. P. 91–103.

Cantrell N.F., Dowler W.M. Effects of temperature and pH on growth and composition of *Pythium irrefulare* and *Pythium vexans*// *Mycologia.* 1971. Vol. 63, N 1. P. 31–37.

Cooke W.B. A survey of literature on fungus sociology and ecology. 2// *Ecology.* 1953. Vol. 34, N 1. P. 211–222.

Cooke W.B. Fungi, lichens and mosses in relation to vascular plant communities in western Washington and adjacent Idaho// *Ecol. Monogr.* 1955a. Vol. 25. P. 119–180.

Cooke W.B. Subalpine fungi and snowbanks// *Ecology.* 1955b. Vol. 36, N 1. P. 124–130.

Cooke W.B. The ecology of the fungi// *Bot. Rev.* 1958. Vol. 24, N 6. P. 342–429.

Cooke W.B. Special meeting on Biocoenotic Relationships of fungi held during the First International Mycological Congress// *Mycopathol. et mycol. appl.* 1972. Vol. 48, N 1. P. 1–11.

Cromaek K.Ir., Todel R.L., Monk C.D. Patterns of basidiomycete nutrient accumulation in conifer and deciduous forest litter// *Soil. Biol. and Biochem.* 1975. Vol. 7, N 4/5. P. 265–268.

Daft M.J., Hacskeylo E. Arbuscular mycorrhizas in the anthracite and bituminous coal waster of Pennsylvania// *J. Appl. Ecol.* 1976. Vol. 13, N 2. P. 523–531.

Dasilva E.J., Henriksson L.E. Udris Milda. Growth responses of mycorrhizal *Boletus* and *Rhizopogon* species to pesticides// *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1977. Vol. 68, N 3. P. 434–437.

Dennis R.W.G., Orton P.D., Hora E.B. New check list of british Agarics and Boleti// *Trans. Brit. Mycol. Soc. Suppl.* 1960. P. 1–225.

Dusanek V. Kalamity surcin zpi-sobenvaclavkon// *Mykol. sb.* 1954. Roč. 31. S. 1–4.

Eger G. Zum problem der Fruchtkorperbildung beim Kulturschampignon (*Psalliota bispore* Lge.)// *Natur-wissnschaften.* 1959. Bd. 46, N 6. S. 28–87.

Falck R. Nachweise der Humusbildung und Humuszehrung durch bestimmte Arten hoherer Fadenpilze in Waldboden// *Arch. Forstw.* 1930. Bd. 6. S. 97–102.

Ferry R. Esrèces acicoles et espèces foliicoles// *Rev. mycol.* 1887. Vol. 9. P. 42–47.

Friedler H.-J., Hunger W. Über

ein Einfluss einer Kalkdüngungen Nahr-
elementgehalt höherer Pilze in Fich-
tenbestand// Arch. Forstw. 1963. Bd.
12, N 9. S. 21–46.

Fogel R., Hunt G. Fungal and
arboreal biomass in a western Ore-
gon Douglas-fir ecosystem: distribu-
tion patterns and turnover// Canad.
J. Forest Res. 1979. Vol. 9, N 2.
P. 245–256.

*Frankland J.C., Lindley D.K.,
Swift M.L.* A comparison of two
methods for the estimation of myce-
lial in leaf litter// Soil Biol. and Bio-
chem. 1978. Vol. 10, N 4. P. 323–333.

Friedrich K. Zur Ökologie der
höheren Pilze. I// Ber. Dt. bot. Ges.
1936. Bd. 54, N 6. S. 386–397.

Friedrich K. Untersuchungen zur
Ökologie der höheren Pilze// Pflan-
zenforschung. 1940. Bd. 22. S. 1–53.

Fries L. Cultural studies in the
genus *Mycena*// Swen. bot. tidskr.
1949. Bd. 43, N 2/3. S. 34–56.

Fries L. Studies in the physiology
of *Coprinus*// Ibid. 1955. Bd. 49,
N 4. S. 56–71.

Gagdil R.L., Gagdil P.D. Mycorrhiza
and litter decomposition// Nature.
1971. Vol. 233, N 5315. P. 133–135.

G. rbaye J., Tacon F. Influence of
mineral fertilization and thinning in-
tensity on the fruit body production
of epigeous fungi in an artificial spruce
stand (*Picea excelsa* Link) in North-
Eastern France// Acta oecol. plant.
1982. Vol. 3, (17), N 2. P. 153–160.

Garrett S.D. Ecological groups of
soil fungi – a survey of substrate rela-
tionships// New Phytol. 1951. Vol.
50, N 2. P. 146–166.

Georgevitch P. *Armillaria mellea*
(Vahl.) Quel. als Verderber der Eichen-
wälder Sloweniens (Jugoslawien)//
Biol. gener. 1926. N 2. S. 530–536.

Göbl F. Mykorrhizaversuche für
das Aufforstungsgebiet im Sellrain//
Allg. Forstzeitung. 1970. Bd. 81,
N 12. S. 322–323.

Göbl F. Erfahrungen bei der
Anzucht von Mykorrhiza-Impfmaterial
// Zentr.-Bl. gesamte Forstw. 1975.
Bd. 92, N 4. S. 227–237.

Gottl L. Blausaurebildende Basi-
diomyceten. Hat. Cyanogenese einen

Taxonomischen Wert? // Ztschr. Pilzk.
B. 1976. Bd. 42. S. 185–194.

*Gourmel M., Baute M.-A., Baute
M.R., Canellas J.* La flore myco-
logique de l'atmosphère de Pau en
1966, 1967 et 1968 // Bull. Soc.
pharm. Bordeaux. 1970. Vol. 109,
N 2. P. 66–72.

Grabowski E. Nalezy organiczyc
wprowadzanie sosny przy zalesia niu
drunton porolnych // Las pol. 1972.
Wol. 32, N 6. S. 18–47.

Gramss G. Die Fruchtbildung hohe-
rer Pilze 4. Auslösung der Frucht-
bildung durch mechanische Mycel-
verletzungen // Ztschr. Mykol. 1981.
Bd. 47, N 2. S. 285–290.

Graves R.G. Ecological observations
on the insects and other inhabitants
of woody shelf fungi in the Chicago
area // Ann. Entomol. Soc. Amer.
1960. Vol. 53. P. 61–78.

Grunda B. Oliv houbovych "caro-
dejnych kruhu" na pudni vlastnosti //
Ceská mykol. 1976. Roč. 30, N 1.
S. 27–32.

Gulden G. Cone-inhabiting Agarics,
with special reference to Norwegian
material // Nytt. mag. bot. 1966.
Bd. 13. S. 118–123.

Haas H. Die obodenbewohnender
Grosspilze in den Waldformationen
einige Gebiete Württembergs // Beih.
bot. Zentr.-Bl. 1933. Bd. 50, N 35.
S. 602–622.

Haas H. Pilzkunde und Pflanzen-
soziologie // Ztschr. Pilzk. 1953.
Bd. 13, S. 36–78.

Harley J.L. Fungi in ecosystems //
J. Ecol. 1971. Vol. 59, N 3. P. 343–
365.

Healey J.N. The energy flow through
a population of soil Collembola //
Secondary Productivity of Terrestrial
Ecosystems. Warszawa, 1967. P. 695–
708.

Hering T.F. Succession of fungi
in the litter of a lake district
oakwood // Trans. Brit. Mycol. Soc.
1965. Vol. 48, N 3. P. 391–408.

Hering T.F. Fungal decomposition
of oak leaf litter // Ibid. 1967. Vol. 50,
N 2. P. 267–273.

Hinneri S. Mineral elements of
macrofungi in oak-rich forests on

Lenholm Island, inner archipelago of SW Finland // Ann. bot. fenn. 1975. Vol. 12, N 4. P. 135–140.

Hintikka V. Das Verhalten einiger Mycena-Arten zum pH sowie deren Einfluss auf die Azidität der Humusschicht der Walder // Karstenia. 1961. Bd. 5, S. 100–121.

Hintikka V. Psychrophilic basidiomycetes decomposing forest litter under winter conditions // Commun. Inst. forest. fenn. 1964. Vol. 59, N 2. P. 1–20.

Hintikka V. Studies on white-rot humus formed by higher fungi in forest soils // Ibid. 1970. Vol. 69, N 2. P. 4–62.

Hintikka V. Wind-induced root movements in forest trees // Ibid. 1972. Vol. 76, N 2. P. 5–56.

Hofler K. Über Pilzaspekte // Vegetatio. 1954. Vol. 5/6. P. 602–622.

Hofler K. Über Pilzsociologie // Verh. Zool.-bot. Ges. Wien. 1955. Bd. 95. S. 58–75.

Horak E. Ökologische und sociologische Beobachtungen an Geastrum quadrifidum, Pers. in Nordtirol // Ztschr. Pilzk. 1959. Bd. 25, N 1. S. 18–21.

Horak E. Pilzökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe (Picetum subalpinum und Rhodoreto vaccinetum) der Rasischen Alpen. Birmensdorf bei Zürich. 1963. 231 S.

Hubsch P. Die Beeinflussung des Myzelwachstums von Reinkulturen von Boletazeen durch Kartoffel-extrakte // Mycorrhiza. Jena. 1963. S. 101–112.

Hudson H.J. The ecology of fungi on plant remains above the soil // New Phytol. 1968. Vol. 67, N 4. P. 834–874.

Hueck H.J. Myco-sociological methods of investigation // Vegetatio. 1953. Vol. 4, N 2. P. 84–101.

Imreh L., Bohus G. Studien zu den ökologischen Verhältnissen von Agaricus maskae Pilat // Schweiz. Ztschr. Pilzk. 1969. Bd. 47, N 2. S. 17–25.

Kalamees K.A. Mycocoenological methods based on investigations in

the Asial forests // Acta mycol. 1968. Vol. 4, N 2. P. 327–335.

Kalamees K.A. Theoretical aspects of mycocoenology // ENSV Tead. Akad. Toimetised. Biol. 1971. Vol. 20, N 2. P. 150–158.

Kalamees K.A. The role of fungal groupings in the structure of ecosystems // Ibid. 1979. Vol. 28, N 3. P. 206–213.

Kalamees K.A., Kollom A. Suur-seente fenologia, arvukus ja produkt-sioon salukuusikus // Abiks Loodu-sevaatlajle. Tartu. 1981. N 78. P. 1–96.

Kanauja R.S. Fungi on decomposing cones of *Tesux baccata* L. // Food Pharm. and Agr. 1976. Vol. 7, N 11. P. 19–21.

Karpinski J.J. Wpłyn grzybow jako przyczyna zamierania drzew w lesach naturalnych Białowieskiego Parku-Narodowego // Roczn. nauk lesnych. 1964. N 5. S. 137–161.

Kendrick W.B. The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter // Canad. J. Bot. 1959. Vol. 37. P. 286–300.

Kendrick W.B., Burges A. Biological aspects of the decay of *Pinus sylvestris* leaf litter // Nova Hedwigia. 1962. Sv. 4. S. 313–344.

Kotlaba F. Ecologická-sociologická studie o mycoflora Sebeslavských blat // Pselciat. 1953. Vol. 25, N 4. S. 305–350.

Kuster E. The Ascomycetes // Soil Biology / Ed. A. Burges, F. Raw. N.Y.: Acad. press. 1967. P. 111–124.

Lange J. Studies in the agarics of Denmark. 5 // Dan. bot. ark. 1923. Bd. 4, N 4. S. 1–10.

Lange M. The agarics of Magiemo-se: Study in the ecology of the Agarics // Ibid. 1948. Bd. 13, N 1. S. 1–141.

Law K. A role on the laccase of wood-rotting fungi // Physiol. plant. 1959. Vol. 12, N 4. P. 854–861.

Leischner-Siska E. Zur Soziologie und ökologie der höheren Pilze // Beih. bot. Zentr.-Bl. Abt. B. 1939. Bd. 359, N 2/3. S. 369–429.

Lindeberg G. Über die Physiologie

ligninabbauder Bodenhyphenomyces // Symb. bot. ups. 1944. Vol. 8, N 2. P. 1–183.

Lindeberg G. On the decomposition of lignin and cellulose in litter caused by soil inhabiting Hymenomyces // Ark. bot. 1946. Bd. 33. S. 34–56.

Lindeberg G. On the occurrence of polyphenol Oxidase in soil-inhabiting Basidiomycetes // Physiol. plant. 1948. Vol. 1, N 2.

Lindeberg G. Ligninabbau und Phenoxydasebildung der Bodenhyphenomyces // Ztschr. Pflanzenernähr. und Boden. 1956. Bd. 69 (214), N 1/3. S. 67–89.

Lisiewska M. Mycosociological research on macromycetes in beech forest associations // Mycopathol. et mycol. appl. 1972. N 1. P. 23–34.

Lisiewska M. Macromycetes natle zespoolu lesnych Swietokrzyskiego Parku Narodowego // Acta mycol. 1978. Vol. 14, N 1/2. P. 163–193.

Lohwag K. Zur Fruchtkörperbildung holzerstörender höherer Pilze in Rein-kultur // Sudowia. Ser. 2. 1961. Bd. 6, N 5/6. S. 323–335.

Lucas R.L. Migration des substances solubles et croissance chez les champignons // Physiol. végét. 1970. Vol. 8, N 3. P. 387–394.

Luxton M. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil // Pedobiologia. 1972. Vol. 12, N 6. P. 434–463.

Lyr H. Über den Nachweis von Oxydasen und Peroxidasen bei höheren Pilzen und die Bedeutung dieser Enzyme für die Bawendammreaktion // Planta. 1958. Bd. 50, N 4. P. 359–370.

Manka X., Gierczak M. Wprawie metody izolowania grzybow ze sciolki lisnej // Pr. Komis. nauk rol. i lesn. PTPN. 1968. Vol. 25, S. 159–161.

Marks G.C., Kozłowski T.T. Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology. N.Y.; L., 1973. 444 p.

Marx D. Synthesis of ectomycorrhizae on loblolly pine seedlings with basidiospores of Pisolithus tinctorius // Forest Sci. 1976. Vol. 22, N 1. P. 13–20.

Massart J. Esquisse de la géographie botanique de la Belgique. Bruxelles, 1910. 213 p.

Meisel-Jahn S., Pirk W. Über das soziologische Verhalten von Pilzen in Fichten Forstgesellschaften // Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. (Stolzenau Wester). 1955. Bd. 11, N 5. S. 345–367.

Melin E. Methoden der experimentellen Untersuchung mykotropher Pflanzen // Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmeth. 1936. Bd. 11, N 4. S. 258–273.

Melin E. Der Einfluss von Waldstreueextrakten auf das Wachstum von Bodenpilzen mit besonderer Berücksichtigung des Wurzelpilze von Bäumen // Symb. bot. ups. 1946. Vol. 8, N 3. P. 256–287.

Melin E. Mycorrhiza Handbuch der Pflanzenphysiologie. Encyclopaedia of plant physiology // Heterotrophy. 1959. Vol. 11. P. 86–94.

Michael E., Hennig B. Handbuch für Pilzkunde. Jena: Fischer, 1960–1970. Bd. 1–5.

Mikola P. Experiments on the ability for forest soil basidiomycetes to decompose litter material // Commun. Inst. forest fenn. 1954a. Vol. 42, N 7. P. 762–789.

Mikola P. Experiments on the rate of decomposition of forest litter // Ibid. 1954b. Vol. 43, N 1. P. 1–50.

Morrison D.J. Vertical distribution of Armillaria mellea rhizomorphi in soil // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1976. Vol. 66, N 3. P. 393–399.

Mountford M.D. An index of similarity and its application to classificatory problems // Progress in Soil Zoology. L. 1962. P. 43–50.

Moser M. Der Einfluss tiefer Temperaturen auf das Wachstum und die Bodens Tätigkeit höherer Pilze mit spezieller Berücksichtigung von Mykorrhizapilzen // Sydowia. 1958. Bd. 12, N 1/6. S. 195–207.

Moser M. Die Bildung von Indol-Wuchsstoffen durch Mykorrhizapilze // Ber. Dt. bot. Ges. 1962. Bd. 75. S. 28–36.

Moser M. Die Rohrlinge, Blatter- und Bauchpilze (Agaricales und

Gastromycetales). II. Stuttgart: Fischer, 1955. 327 S.

Moser M. Die Rohrlinge und Blatterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). 4., Vollig Überarb. Aufl.//Kleine Kryptogamenflora. Jena, 1978. Bd. 2. 532 S.

Narvatil S., Rochon G.C. Enhanced root and shoot development of poplar cuttings induced by *Pisolithus inoculum*//Canad. J. Forest. Res. 1981. Vol. 11, N 4. P. 844–848.

Nespiak A. Observations sur les champignons à chapéux dans les associations forestières en Pologne//Végétation. 1962. Vol. 2. N 1/2. P. 34–37.

Nespiak A. Kriticzne uwagi o sociologii grzybow//Wiad. bot. 1968. Vol. 12, N 2. S. 27–31.

Nespiak A., Biegus J., Matuszkiwicz w Proba Icsiwego oznaczania retencji masi organicznej w strzeprach grzybnii w glebach zbiorowisk lesnych (na przykladzie rezerwatu "Grabowu w Puszczy Kampinoskiej)//Wiad. ekol. 1975. Vol. 31. S. 18–26.

Orlos H. Methodica hodnoceni funkce hub v biotopu//Česká mykol. 1975. Roc. 11, N 3. S. 129–138.

Orlos H. Proba oceny fungoje ekologicznej grzybow wystepujacych w puszczy Kampinoskiej//Prace Inst. badawcz. lesn. 1965. S. 280–283.

Quinche J.-P. La pollution mercurielle des diverses espèces de champignons//Rev. Suisse arg. 1976. Vol. 8, N 5. S. 148–153.

Parker-Rhodes A.F. The basidiomycetes of Skokholm Island. VII: Sime floristic and ecological calutations//New Phytol. 1951. Vol. 50, N 2. P. 22–243.

Parker-Rhodes A.F. Some phenological observations on Basidiomycetes//Ibid. 1957. Vol. 56, N 2. P. 193–206.

Reddy M.A., Ram E.H., Khan S.N., Dorriyal N.D. Effect of compost and mineral fertilizers on development of mycorrhiza in chir pine (*Pinus roxburghii* Sargent) and patula pine (*P. patula* Schlecht. and Cham.)//

//Indian Forest. 1976. Vol. 102, N 7. P. 463–471.

Redfern D.B. The ecology of *Armillaria mellea* in Britain Biological Control//Ann. Bot. (Gr. Brit.). 1968. Vol. 32, N 126. P. 293–300.

Richard C. Quelques essais d'inoculation mycorrhizienne//Forest Chron. 1975. Vol. 51, N 5. P. 188–194.

Ritter G. Auxin relation between mycorrhizal fungi and their partner trees//Acta mycol. 1968. Vol. 4, N 2. P. 421–431.

Ritter G. Ergebnisse der Mykorrhizaforschung an Forstgehölzen//Beitr. Forstwirtschaft. 1976. Bd. 10, N 1. S. 43–47.

Ritter G. Zur Verbreitung von Saprophytismus und Symbiose bei Blatterpilzen und Rohrlingen (Agaricales s.l.)//Mykol. Mitt. 1980. Bd. 24, N 1. S. 1–9.

Rykowski K. Recherche sur la nutrition azotée de plusieurs souches de *Armillaria mellea*. 2: L'influence de différentes concentrations du carbone et de l'azote (C:N)//Europ. J. Forest Pathol. 1976. Vol. 6, N 5. P. 264–274.

Saito T. Microbiological decomposition of beech litter//Écol. Rev. Sendai. 1956. Vol. 14, N 141. P. 45–65.

Simpson L.W. The toadstools of Sherwood forest golf course//Bull. Brit. Mycol. Soc. 1977. Vol. 11, N 1. P. 36–39.

Singer R. The Agaricales in Modern Taxonomy. Vaduz, 1975. 912 p.

Singer R. Praktische Anwendung der Erkenntnisse über die ektotrophe Mykorrhiza bei Waldbaumen//Allg. Forstzeitung. 1977. Bd. 88, N 3. S. 53–56.

Scharfetter R. Eine Pilze Ausstellung am Statsgymnasium in Villingen, nebst Bemerkung zur Ökologie der höheren Pilze//Carinthia (Mitteilungen der naturhistor., Landesmuseum für Kärnten). 1908. Bd. 2. S. 106–124.

Smarda F. Ekologie a sociologie hub//Klika J. Rostlinna sociologie. Praha, 1948. 201 S.

Tainter F.H., Wasstad J.D. Colonization of outplanted loblolly pines by native ectomycorrhizal fungi//Forest Sci. 1977. Vol. 23, N 1. P. 77-79.

Trappe M.J. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae//Bot. Rev. 1962. Vol. 28, N 4. P. 538-566.

Thrower L.B., Thrower S.L. Movement of nutrients in fungi. I: The mycelium//Austral. J. Bot. 1968. Vol. 16, N 1. P. 71-80.

Trojanowski J., Leonowicz A., Hampel B. Exoenzymes in fungi degrading lignin. 2: Demethoxylation of lignin and vanillic acid//Acta microbiol. pol. 1966. Vol. 15, N 1. P. 17-22.

Tyler V.J., Benedict R., Stunz D. Chemotaxonomic significance of urea in the higher fungi//Lloydia. 1965. Vol. 28, N 4. P. 342-353.

Ubrizsy G. The growth of macroscopic fungi of forests acids and the R-factor//Erdész kiserl. 1948. K. 48. Old. 94-107.

Ubrizsy G. Neure Untersuchungen über die zonologische Bodenbewohnender Grosspilze der Waldtypen//Acta bot. Acad. sci. hung. 1956. Vol. 2. P. 3-4.

Ubrizsy G. Nouvelles analyses mycocenologiques dans certains types silvicoles de la Honogrie//Mycopathol. et mycol. appl. 1972. Vol. 48, N 1. P. 75-86.

Vogt K.A., Grier C.C., Meier C.E., Edmonds R.L. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington//Ecology. 1982. Vol. 63, N 2, P. 370-380.

Waksman S.A., Nissen W. On the nutrition of the cultivation mushroom, *Agaricus campestris*, and the chemical changes brought about by this organism in the mahure compost//Amer. J. Bot. 1932. Vol. 19. P. 634-645.

Warcup J.H. Studies on the growth of Basidiomycetes in the soil//Ann. Bot. N.S. 1951. Vol. 15, N 59. P. 305-317.

Warcup J.H., Talbot P.H.B. Ecology and identity of micelia isolated from soil//Trans. Brit. Mycol. Soc. 1962. Vol. 45, N 4. P. 494-518.

Watson E.S., Clurkin D.C., Huneycutt M.B. Fungal succession on loblolly pine and upland hardwood foliage and litter in north Mississippi//Ecology. 1974. Vol. 55, N 5. P. 1128-1134.

Wilkins W.H., Ellis E.M., Harley J. The ecology of the larger fungi. I: Constancy and frequency of fungal species in relation to certain vegetation communities, particularly oak and beech//Ann. Appl. Biol. 1937. Vol. 24. P. 703-732.

Witkamp M. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration//Ecology. 1966. Vol. 47, N 2. P. 194-200.

Wozniak W. Zawartosc zelaza, miedzi, cynku, cyny i polowiu w grazybach jadalnych dziko rosnacych//Rocz. AR Pozn. 1975. Vol. 79. S. 129-138.

Zadrazil F. Ein Beitrag zur Strohzersersetzung durch höhere Pilze (Basidiomycetes) und Nutzung für Ernährungs- und Dungungszwecke//Landwirt. Forsch. 1976. Bd. 29, Sonder. 32/2. S. 153-167.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Глава 1	
Проблемы микозэкологических исследований	8
Глава 2	
Методика микозэкологических исследований	17
Глава 3	
Трофическая структура группировок макромицетов в лесных сообществах	25
Симбиотрофные макромицеты	28
Сапротрофные макромицеты	32
Напочвенные сапротрофы	32
Дереворазрушающие сапротрофы (ксилотрофы)	36
Другие трофические группы	38
Глава 4	
Трофическая структура группировок макромицетов в географическом аспекте	41
Глава 5	
Формирование трофической структуры группировок макромицетов в лесных сообществах	50
Глава 6	
Биомасса как показатель трофической структуры группировок макромицетов	74
Глава 7	
Экология макромицетов различных трофических групп	102
Экология симбиотрофов	104
Экология ксилотрофов	114
Экология напочвенных сапротрофов	127
Субстрат как фактор формирования группировок напочвенных сапротрофов	133
Режим влажности как фактор формирования группировок напочвенных сапротрофов	161
	221

Тепловой режим и освещенность как факторы формирования группировок напочвенных сапротрофов	167
Травяной, моховой и лишайниковый покровы как фактор формирования группировок напочвенных сапротрофов	174
Подстиличнообитающие организмы как фактор формирования группировок напочвенных сапротрофов	182
Глава 8	
Роль грибов в жизни лесных сообществ	188
Выводы	199
Литература	203

Лидия Григорьевна Бурова
ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ МАКРОМИЦЕТОВ

*Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А.Н. Северцова АН СССР*

Редактор издательства *Р.Л. Цыбульская*
Художник *Н.И. Шевцов*
Художественный редактор *М.А. Храмцов*
Технический редактор *Л.В. Русская*
Корректор *О.А. Пахомова*

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 35050

Подписано к печати 23.09.86. Т — 15278
Формат 84 × 108 1/32. Бумага офсетная № 2
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печ.л. 11,8. Усл.кр.-отт. 12,1. Уч.-издл. 14,4
Тираж 750 экз. Тип.зак. 772. Цена 2 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485,
Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12